

R Series Vol. III, Nos. 1-2

May, 1940

PALESTINE JOURNAL OF BOTANY

Rehovot Series

(formerly the Palestine Journal of Botany and Horticultural Science)

EDITED BY

H. R. OPPENHEIMER and I. REICHERT

of the Agricultural Research Station, Rehovot, Palestine

THIS VOLUME
IS DEDICATED
TO THE MEMORY OF



**AARON
AARONSOHN**

A PIONEER OF BOTANY
AND MODERN AGRICULTURE
IN PALESTINE

ON THE 20TH
ANNIVERSARY OF HIS DEATH

REHOVOT

PALESTINE JOURNAL OF BOTANY

appears in two series

THE REHOVOT SERIES (R)

edited by H. R. OPPENHEIMER and I. REICHERT, of the Agricultural Research Station, Rehovoth, Palestine. Two issues of REHOVOT SERIES appear during the year, each number bearing the date of publication. The size of the annual volume of REHOVOT SERIES varies from 200 to 250 pages.

THE JERUSALEM SERIES (J)

edited by the staff of the Department of Botany of the Hebrew University, Jerusalem. Four issues of JERUSALEM SERIES appear during the year, each number bearing the date of publication. The size of the annual volume of JERUSALEM SERIES varies from 300 to 400 pages.

★

Subscriptions are payable in advance by crossed cheque or postal order and should be forwarded to the ADMINISTRATION of the PALESTINE JOURNAL OF BOTANY, P.O.B. 620, JERUSALEM, PALESTINE, or the ADMINISTRATION of the PALESTINE JOURNAL OF BOTANY, P.O.B. 15, REHOVOT, PALESTINE. The subscription price is

25 s. per annum, post free, for both series
18 s. per annum, post free, for JERUSALEM SERIES separate
12 s. per annum, post free, for REHOVOT SERIES separate.
(single number 6 s., double number 12 s.).

★

Correspondence concerning editorial matters should be addressed for the JERUSALEM SERIES to PALESTINE JOURNAL OF BOTANY, P.O.B. 620, JERUSALEM, PALESTINE, for the REHOVOT SERIES to PALESTINE JOURNAL OF BOTANY, P.O.B. 15, REHOVOT, PALESTINE.

★

Business correspondence, including notice of change of address, remittances, advertisements, etc. should be addressed to the ADMINISTRATION of the PALESTINE JOURNAL OF BOTANY, P.O.B. 620, JERUSALEM, PALESTINE or, if concerning REHOVOT SERIES only, to PALESTINE JOURNAL OF BOTANY, P.O.B. 15, REHOVOT, PALESTINE.

PALESTINE JOURNAL OF BOTANY

Rehovot Series

(formerly the Palestine Journal of Botany and Horticultural Science)

EDITED BY

H. R. OPPENHEIMER and I. REICHERT

of the Agricultural Research Station, Rehovot, Palestine

Volume III
(1 9 4 0)



REHOVOT

CONTENTS

Aaron Aaronsohn (on the 20th anniversary of his death)	1
Sur la mesure de l'ouverture des stomates. Par MINA NADEL	2
Citrus roots: their anatomy, osmotic pressure, and periodicity of growth By K. F. COSSMANN	65
Etudes sur le problème de la reconstitution de chênaies en Palestine. Par H. R. OPPENHEIMER	105
A contribution to the desert flora south and south-west of the Dead Sea. By H. R. OPPENHEIMER	144
Molybdenum injury of tomato plants. By D. L. ELZE	154
Forests and forest remnants of <i>Pistacia atlantica</i> Desf. in Palestine and Syria. By M. ZOHARY	158
A new species of <i>Diploschistes</i> from oriental steppes and its phyto- geographical significance. By I. REICHERT	162
<i>Colus hirudinosus</i> CAV. ET SECH. in Palestine and its taxonomic and phytogeographical position. By I. REICHERT	183
Studies on mushrooms and other fungi of the forests of Palestine. I. <i>Boletus Boudieri</i> Quél. and <i>B. Bellini</i> Inzenga. By I. REICHERT	209
On the genus <i>Xerocomus</i> Quél. By I. REICHERT	225
Studies on mushrooms and other fungi of the forests of Palestine. II. Geography and origin of two <i>Rostkovites</i> (<i>Boletus</i>) mush- rooms and their pine symbionts. By I. REICHERT	233
Early diagnosis of Jaffa Orange blemishes and diseases by means of ultra-violet rays. By G. MINZ	259

NOTES:

A heart-rot of apple trees caused by <i>Diplodia</i> sp. By J. PERLBERGER	263
<i>Gyroceras celtidis</i> (Biv.-Bernh.) Mont et Ces. on leaves of <i>Celtis</i> . By M. CHORIN	265
Inoculation of rye with <i>Claviceps purpurea</i> in Palestine. By Z. AVIZOHAR	267
Stem blight of the castor bean. By I. REICHERT	268
A. Zahlbruckner (Obituary). By I. R.	273
Abstracts in Hebrew	א"י

THIS THIRD VOLUME
IS DEDICATED
TO THE MEMORY OF

AARON
AARONSOHN

A PIONEER OF BOTANY
AND MODERN AGRICULTURE
IN PALESTINE

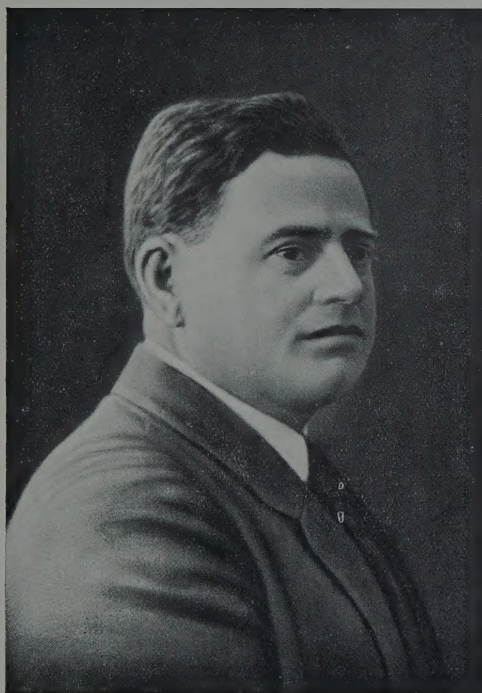
ON THE 20TH
ANNIVERSARY OF HIS DEATH

THE
JOURNAL OF
THE
ROYAL ANTHROPOLOGICAL INSTITUTE

AN
INTERNATIONAL JOURNAL OF
ETHNOLOGY AND SOCIOLOGY

VOLUME 100
PART 1
1970

EDITED BY
J. H. ROBINSON



AARON AARONSOHN

(on the 20th anniversary of his death).



PALESTINE
JOURNAL OF BOTANY

Vol III, No. 1-2

Rehovot Series

May 1940

AARON AARONSOHN

(on the 20th anniversary of his death).

Twenty years have passed since AARON AARONSOHN, at the age of 42, met his untimely death on a flight across the Channel in May 1919.

AARONSOHN came to Palestine as a four year old boy and grew up in Zikhron Yaaqov. He received his agricultural and scientific education in France. His intimate knowledge of Palestine and the neighbouring countries—unsurpassed by any living man—were acquired by means of his boundless energy and power of perseverance which led him to explore the country on horseback as a botanist, agronomist, and geologist.

Inspired by SCHWEINFURTH and ASCHERSÖN, AARONSOHN in summer 1906 discovered the hitherto unknown habitat of the almost unknown wild wheat *Triticum dicoccoides* in Upper Galilee and on Mount Hermon. This discovery aroused immense interest throughout the world of science.

Only few of his contributions to the flora of Palestine have been published by himself in the Bulletin de la Société Botanique de France. The full scope of AARONSOHN's botanical achievements has only become apparent in our days. Basing on his collections a "Florula Transjordanica" appeared in 1931 in the Bulletin de la Société Botanique de Genève, and is now being followed, in the same journal, by a "Florula Cisjordanica" containing again some of his diaries.

AARONSOHN's diaries are full of agricultural and geological interest. They demonstrate for the first time how considerably the classical geological map of Palestine by BLANCKENHORN is, based on AARONSOHN's explorations. His notes on the geology of Mount Gilboa, of the Upper Galilee and the Southern Lebanon, which have here been made public for the first time, contain the first evidence of the occurrence of eocene sediments in Palestine.

His early death unduly shortened his activities as director of the first agricultural experiment station in Palestine, at Athlit.

By his ingenious many-sidedness AARONSOHN will for ever represent a personality of fundamental importance for the development of our country and our people.

The Editors.

SUR LA MESURE DE L'OUVERTURE DES STOMATES

(CRITIQUE DE LA METHODE DE FIXATION DES STOMATES PAR L'ALCOOL)

PAR MINA NADEL

(Sect. de Phys. et Gén. appl. à l'Hortic.-Stat. d'Exp. Agr. Rehovot)

SOMMAIRE

	Page
INTRODUCTION	3
Revue des méthodes de mesure de stomates	5
Mode de réalisation de nos expériences	11
I. CRITIQUE DES METHODES DE CONTROLE ET DE LA FACON DE LES APPLIQUER	14
a) Influence de l'ablation des feuilles sur les stomates	14
b) L'observation directe:	17
1. L'illuminateur "Opak"	17
2. L'immersion dans l'huile de paraffine	19
3. L'observation des coupes à sec	22
c) Méthode indirecte: l'infiltration	22
II. DANS QUELS CAS LA METHODE DE LLOYD EST-ELLE APPLICABLE?	24
a) Classification des feuilles suivant leur anatomie	24
1. Groupe I à épiderme adhérent	25
2. Groupe II de transition	28
3. Groupe III à épiderme détachable	31
b) Origine des mouvements stomatiques défavorables à la méthode de fixation	38
c) Courbures des coupes épidermiques	40
d) Conclusions	42
III. MODIFICATIONS DE LA METHODE DE FIXATION	43
a) Alcool à 96°	43
b) Fixatifs cytologiques	44
c) Dioxane et acétone	45
IV. MOUVEMENTS DE GONFLEMENT POSTMORTELS	48
V. HISTOCHIMIE ET ANATOMIE DES STOMATES ETUDIÉS	53
RESUME	59
BIBLIOGRAPHIE	61

*) Publié en Novembre 1938 comme thèse présentée à la Faculté des Sciences de l'Université de Paris, Série A, No. 380.

INTRODUCTION

Le but de ce travail est la recherche des limites d'application de la méthode de fixation des stomates par l'alcool (méthode de LLOYD). Pour cela, nous allons essayer de déterminer les types de plantes auxquelles cette méthode est applicable et les modalités de son utilisation. En outre on se propose d'examiner de plus près le mécanisme de la fixation des membranes stomatiques du point de vue physico-chimique.

Nous avons montré dans une précédente publication (35) l'impossibilité d'appliquer la méthode de LLOYD au *Citrus sinensis* et *Ceratonia Siliqua*. Dans ce présent travail, les plantes étudiées sont :

<i>Ficus nitida</i> Blume	<i>Pisum sativum</i> L.
<i>Beta vulgaris</i> L.	<i>Citrus sinensis</i> Osb.
<i>Chenopodium murale</i> L.	<i>Dodonaea viscosa</i> L.
<i>Albersia Blitum</i> Kunth	<i>Eucalyptus rostrata</i> Schlecht.
<i>Portulaca oleracea</i> L.	<i>Vinca rosea</i> L.
<i>Brassica oleracea</i> L.	<i>Solanum tuberosum</i> L.
<i>Pittosporum Tobira</i> Ait.	<i>Solanum nigrum</i> L.
<i>Rosa "Dorothy Perkins"</i>	<i>Plantago Lagopus</i> L.
<i>Ceratonia Siliqua</i> L.	<i>Calendula officinalis</i> L.
<i>Medicago sativa</i> L.	

Depuis longtemps, la connaissance de la grandeur des ouvertures des stomates a été considérée comme fondamentale pour la solution de nombreux problèmes physiologiques. Il n'y a plus de doute que l'intensité des échanges gazeux soit fortement influencée par le degré d'ouverture des stomates.

D'après différents auteurs, il y a une corrélation intime entre l'intensité de la transpiration et le degré d'ouverture stomatique. Tandis que LLOYD (28) et KNIGHT (24, 25) doutaient de l'existence de cette relation, STALFELT (57) l'a réétablie dans ses recherches récentes, que nous considérons comme fondamentales.

Différents auteurs insistent sur le fait, que la grandeur de l'assimilation chlorophyllienne est aussi influencée par la largeur d'ouverture des stomates. STALFELT (54) a observé chez le *Picea excelsa* une certaine relation entre la largeur d'ouverture des stomates et l'intensité de cette assimilation.

Non seulement pour les processus physiologiques, comme la transpiration et les autres formes d'échanges gazeux, mais même pour certains problèmes de la pathologie végétale, la connaissance de la largeur des stomates est d'une importance capitale.

BOGDARINA (5) et d'autres auteurs ont trouvé une relation évidente entre la grandeur d'ouverture des stomates et la sensibilité des plantes aux brûlures. Selon BOGDARINA, c'est aussi par les stomates que les huiles anticryptogamiques entrent dans les tissus des feuilles. Il est donc utile de savoir quand les stomates sont ouverts, pour déterminer le moment où il faut appliquer ces traitements.

RADULESCU (44) a établi que le degré d'ouverture des stomates est lié à la plus ou moins grande résistance des blés au *Puccinia glumarum* et *tritici*.

On voit donc, que pour des recherches différentes, il est utile de connaître l'état d'ouverture des stomates.

REVUE DES METHODES DE MESURE DE STOMATES.

La littérature physiologique offre plusieurs méthodes de mesure des ouvertures stomatiques. Mais, si l'on veut choisir la méthode la mieux appropriée, on éprouve des difficultés: souvent, une méthode très appréciée par un auteur est tout à fait combattue par un autre. Il apparaîtra précisément comme une conséquence de notre travail que le choix de la méthode dépend uniquement de la plante qui doit être étudiée.

I. *Méthodes directes.* 1. Il va sans dire, que la méthode la plus convenable serait l'observation directe sur la feuille vivante. Mais ce n'est possible que chez un nombre restreint de plantes, à cause de l'opacité de la feuille, de la présence de poils et parfois de la petitesse des stomates. Déjà KOHL (26) et EBERDT (10) ont fait des observations directes sur les feuilles d'*Alisma Plantago, aquatica* L. et *Trinaea* (= *Limnobiium*) *bogotensis*.

2. Il est évident que les méthodes qui se rapprochent le plus de l'observation directe seront les mieux appréciées. Dans certaines publications parues vers la fin du XIXème siècle, on trouve de telles notions sur les mesures d'ouverture des stomates. SCHWENDENER, dans son oeuvre classique (50), s'en occupait déjà. Il observa à sec des coupes superficielles d'épidermes, entre lame et lamelle (p. 863), pour éviter l'endosmose de l'eau. Mais, d'après lui, cette méthode ne semblait pas très appropriée. SCHORN (48) l'a aussi utilisée, mais sans succès.

Nous avons observé à sec les épidermes de *Brassica oleracea*, *Vinca rosea*, *Medicago sativa* et autres, et dans tous ces cas, nous avons pu mesurer la largeur d'ouverture des stomates. Comme on le verra au cours de ce travail, il y a en général quelques minutes pendant lesquelles les ouvertures ne subissent pas de changements; ce temps suffit à effectuer les mesures.

3. SCHWENDENER observa aussi les stomates (coupes d'épidermes) dans l'eau pour mesurer leur ouverture. Mais il a énoncé déjà la crainte que l'eau ne préserve pas l'état naturel d'ouverture in vivo et que des changements postérieurs aient lieu. Il dit (p. 862), qu' "en mettant les coupes superficielles d'épiderme dans l'eau, celle-ci traverse vite les membranes internes d'épiderme et provoque une

augmentation de la turgescence dont la conséquence est, que les stomates qui n'ont pas changé jusqu'alors, deviennent comprimés et se ferment". SCHWENDENER ajoute (p. 863), que lorsque "les cellules vertes" sont coupées avec l'épiderme, l'ouverture des stomates n'est pas changée pendant un certain temps. Il présume, que les cellules du mésophylle gênent la pénétration de l'eau par les membranes internes de l'épiderme.

LLOYD (28), p. 24, a mesuré les stomates de *Verbena ciliata* dans l'air, à sec, et puis, en ajoutant de l'eau, et il a pu constater que les stomates élargissent leurs ouvertures dans l'eau. Il pense donc, qu'en observant les stomates dans l'eau, on ne peut rien dire de leurs conditions *in situ* et *in vivo*. A un autre endroit (p. 25), il insiste sur le fait, que les différences dans les ouvertures des stomates, observées dans l'eau, par rapport à l'observation à sec, sont dues à l'introduction de l'eau dans les cellules de fermeture.

4. En 1908, LLOYD a utilisé une autre méthode qui, depuis ce temps, est très appliquée et qui s'est généralisée comme méthode d'investigation sur l'ouverture des stomates. Elle consiste à prélever un morceau d'épiderme et à le plonger rapidement dans l'alcool absolu. D'après LLOYD, l'alcool, par son action déshydratante, fixe et durcit instantanément les stomates, en les gardant dans l'état naturel d'ouverture où ils se trouvaient *in vivo*.

Diverses observations semblent restreindre la valeur de la méthode, en précisant les conditions d'emploi. LOFTFIELD (29) indique que, pour que cette méthode soit efficace, il faut agir très vite. L'action ne doit pas durer plus de deux secondes. De même, ALEXANDROV et CHAKHNASHVILI (1) soulignent qu'ils ont pris différentes précautions (deux personnes ont fait le travail), pour pouvoir effectuer cette opération très rapidement. Nous démontrerons au cours de cet article, que cette vitesse exagérée n'est pas nécessaire.

Le fait qu'il y a des cas où cette méthode ne saurait être appliquée, p. ex. chez *Citrus*, a été démontré récemment par OPPENHEIMER et MENDEL (39) et par NADEL (35).

5. STALFELT (56) utilise une observation directe sur les feuilles entières ou des petits morceaux de feuilles, trempés dans l'huile de paraffine. Il les observe à l'aide d'un objectif à immersion, sans couvrir avec une lamelle. Le plus souvent, il utilise des morceaux

de 0,5 cm², coupés entre deux nervures secondaires. Il choisit dans la région médiane de ce morceau 10 stomates se trouvant à telle distance l'un de l'autre, que tout le morceau de la feuille soit parcouru. Il les mesure avec un micromètre et détermine la moyenne. Les contours sont spécialement nets quand on met, comme en photographie, une étoffe noire autour de la tête et de l'instrument.

Cette méthode nous a rendu de bons services. Elle s'appliquait à tous nos sujets, sauf aux feuilles très épaisses de *Ceratoma*, *Pittosporum*, *Ficus* et quelquefois de *Citrus*. La cause en est, comme PISEK (42), p. 625, le mentionne, que "des feuilles plus épaisses, ou ayant des cellules plus serrées, absorbent tellement de lumière, que l'on ne peut pas distinguer nettement la fente centrale."

6. Une autre méthode d'observation directe applicable même aux feuilles épaisses, est l'observation sur les feuilles vivantes au moyen de la lumière réfléchie au lieu de la lumière transmise qu'utilisent les méthodes précédentes. Nous nous sommes servi pour cela de l'appareil appelé l'illuminateur "Opak" de la firme Leitz. PAETZ (41) s'en sert avec succès. SIERP (51) l'emploie pour l'*Helianthus annuus*. HARTSUIJKER (22) s'est servi de cet appareil pour juger de la valeur de la méthode porométrique. D'après lui, les mesures exactes à l'aide de cet illuminateur sont difficiles à exécuter chez des plantes à stomates enfoncés. SCHORN (48) aussi a vu, que cet illuminateur ne convient pas à ces sortes de stomates.

Nos observations s'accordent avec celles de ces auteurs et de PISEK (42) p. 625, qui mentionne que "cette méthode convient à l'observation des stomates, ayant une antichambre peu développée et une ouverture extérieure relativement grande, — bref, ayant la fente centrale le plus dégagée qu'il soit possible." Ce type est bien répandu chez les plantes herbacées. Nous avons aussi pu constater sur nos sujets à stomates non enfoncés, que l'observation à l'aide de l'illuminateur "Opak" (objectifs No. 5 et 7) est plus nette pour certaines plantes que pour d'autres.

Comme on le verra par la suite, la plupart de nos plantes se prêtaient à l'observation en utilisant l'illumination par en haut. PISEK (42) a utilisé récemment l'illuminateur "Epilum" — appareil de nouvelle construction des ateliers optiques de REICHERT — Vienne. Mais notre illuminateur "Opak" de Leitz nous a rendu aussi de bons

7. Il existe encore une autre méthode pour mesurer les stomates, introduite par BUSCAGLIONI et POLLACCI (6). Elle est basée sur la propriété des solutions éthérées de collodion de se troubler, quand elles viennent en contact avec la vapeur d'eau. On étale le collodion avec un pinceau sur la surface de la feuille; une membrane se produit qui, le plus souvent, est facile à enlever et possède des empreintes des cellules épidermiques et des stomates, dont on peut mesurer les ouvertures.

Se basant sur le même principe, ARTSIKHOVSKAIA (2) a utilisé une solution de gélatine à 10% pour l'étude du développement des stomates des espèces suivantes: *Populus tremula*, *Quercus* sp., *Salix* sp.

HARTSUIJKER (22), qui a utilisé la méthode du collodion, a constaté que l'éther influence les stomates; il provoque, pour la plupart, leur fermeture, — ce qui est d'accord avec nos observations (35), p. 27. — ou bien, quelquefois, une ouverture excessive, que cet auteur n'observait jamais *in vivo*.

II. *Méthodes indirectes*. — En outre des méthodes directes, il y a certaines *méthodes indirectes*, qui permettent de juger approximativement de l'état d'ouverture des stomates.

I. En 1911, DARWIN et PERTZ (8) ont construit le *poromètre* bien connu, qui est basé sur le principe suivant: la grandeur de l'ouverture des stomates peut être estimée à l'aide de la vitesse de l'air qui traverse la feuille.

HAMORAK et LUBYNSKYJ ont construit un *poromètre* horizontal. Plusieurs auteurs, comme BACHMANN (4), LEICK (27) et surtout NIUS (36) ont trouvé des objections à la méthode *porométrique*. Ils ont prétendu, que les temps *porométriques* chez beaucoup de plantes sont plutôt proportionnels aux volumes des espaces intercellulaires qu'aux ouvertures des stomates.

GRAFE (14), comparant la méthode de LLOYD (28) à celle du *poromètre*, souligne les avantages de cette dernière. Le *poromètre* donne la moyenne de l'état de plusieurs centaines de stomates, tandis qu'à l'aide de la méthode de LLOYD (28), selon GRAFE, nous ne pouvons nous permettre de mesurer qu'une quantité limitée de stomates.

GREGORY et PEARSE (15) ont fait certaines modifications au poromètre, et à l'aide de leur méthode, ils croient obtenir de bons résultats. De même, MOLOTKOVSKI (34) décrit certaines modifications de cet appareil.

MAXIMOV (32) s'élève contre cette méthode en disant: "Comme méthode qualitative, elle est inférieure à la méthode de l'alcool absolu ou aux mesures obtenues directement sur les feuilles vivantes."

Cependant, il y a des auteurs qui ont utilisé cette méthode avec succès. Ainsi, OPPENHEIM (37) l'utilise pour l'étude des variations journalières de l'ouverture des stomates de *Citrus*. — HARTSUIJKER (22) démontre de même, que cette méthode est satisfaisante en la comparant à l'observation directe à l'aide de l'illuminateur vertical, avec lequel les mesures s'accordent.

2. La méthode bien connue de STAHL (53), qui utilise du papier imprégné d'un sel de cobalt, est plutôt une méthode de mesure de la transpiration que de mesure des ouvertures des stomates.

3. Une méthode simple et mieux utilisable dans les conditions naturelles est la méthode d'infiltration de MOLISCH (33) et STEIN (58). Elle est basée sur l'observation suivante: si une goutte d'un certain liquide, à tension superficielle et viscosité faibles, est placée sur la surface de la feuille, elle sera immédiatement absorbée par la capillarité et remplira les plus proches espaces intercellulaires, si les stomates sont ouverts. En fait, il en est bien ainsi: des points sombres apparaissent, s'agrandissent et se multiplient graduellement. Pour apprécier le degré d'ouverture, on emploie des liquides de tension superficielle et viscosité différentes.

Cette méthode simple et facile à appliquer, est largement employée et doit être considérée comme la plus appropriée pour des observations approximatives concernant l'état des stomates. Les résultats ne permettent qu'un jugement général sur leur degré d'ouverture. Quelques auteurs croient même, que la pénétration indique seulement si les stomates sont ouverts ou fermés.

Plusieurs auteurs préconisent des séries de liquides différents. STAHL (53) utilise de l'huile de paraffine, du pétrole et de l'éther de pétrole respectivement, à la place de l'alcool absolu, du benzol et du

xyloï, préconisés par MOLISCH (33) et STEIN (58). D'après la série de DIETRICH (9), nous avons utilisé les 4 liquides d'infiltration suivants : xyloï, pétrole, huile de ricin mélangée avec l'huile de térébenthine dans la proportion 1 : 2, et huile de paraffine.

Mme. SCHORN (48) a employé dans ses expériences seulement deux liquides : l'alcool isobutylique qui pénètre facilement dans la feuille et le glycol éthylénique, qui ne s'y infiltre pas du tout. Elle a mélangé les deux liquides dans des proportions variées, commençant avec du glycol pur et ajoutant graduellement de l'alcool isobutylique dans les proportions 1 : 9, 2 : 8, 3 : 7, etc. obtenant ainsi une série d'onze solutions, qu'elle a appliquées dans ses expériences.

Sur les objets étudiés par nous, nous avons pu observer que la méthode d'infiltration ne nous a donné que des résultats approximatifs. Dans le cas où les autres méthodes n'ont pas pu être appliquées, celle-ci nous a cependant rendu de grands services.

4. Dans le même ordre d'idées, WEBER (62) a proposé l'emploi des vapeurs ammoniacales. Quand les stomates sont ouverts, les vapeurs pénètrent et causent un brunissement des tissus.

* ■ *

Nous avons jusqu'ici indiqué les différentes méthodes essentielles méthode qu'il convient de choisir dépend de la plante à laquelle on les emploie pour l'étude des mouvements stomataires. La méthode à employer, à cause de la diversité des feuilles, des stomates et de leurs réactions physiologiques. Par exemple la méthode au collodion (HARTSUIJKER (22) p. 517) ne peut pas être appliquée aux feuilles très poilues et aux feuilles couvertes d'une couche épaisse de cire ; l'observation directe dans l'huile paraffine est difficile à appliquer aux feuilles épaisses, comme celles de *Citrus* par exemple, et de *Ficus nitida*. Comme nous l'avons vu, les stomates profondément enfoncés et avec antichambre, ne peuvent pas être mesurés à l'aide de l'illuminateur "Opak" (HARTSUIJKER (22), p. 526). Enfin, il y a des stomates qui réagissent très vite aux influences extérieures, comme la lumière. HARTSUIJKER (22) p. 518, a trouvé, que "les stomates de *Pelargonium peltatum* ont une capacité de réaction très grande, c'est à dire qu'ils réagissent assez vite quand on les met dans l'obscurité ; de tels stomates réagissent aussi très vite sous l'influence de l'éther." La méthode au collodion ne pouvait pas

être appliquée aux stomates des plantes étudiées par lui, puisque l'éther influence l'état d'ouverture. — Aussi, les méthodes d'observation directe, utilisables au laboratoire (méthode à la paraffine; illuminateur "Opak") doivent être appliquées avec précaution pour les stomates qui réagissent très vite à la lumière. Nous verrons qu'une pareille vitesse de réaction existe chez *Solanum nigrum* et *Portulaca oleracea*, étudiés par nous.

Ce n'est pas seulement le stomate lui-même qui intervient dans le choix d'une méthode, mais aussi la nature de la feuille et de l'épiderme. Il y a des feuilles à épiderme plus ou moins adhérent au mésophylle, et on verra que pour la méthode de LLOYD, il n'est pas indifférent que l'épiderme soit adhérent ou non.

MODE DE RÉALISATION DE NOS EXPÉRIENCES.

Le but de cette recherche étant uniquement l'étude critique d'une méthode, on n'a pas tenu compte des relations entre les ouvertures des stomates et la transpiration. Pendant le prélèvement des échantillons on n'a que grossièrement pris en considération les conditions météorologiques et leurs influences sur les ouvertures, mais on n'a pas tiré de conséquences de ces relations. On s'en est servi seulement pour connaître grossièrement l'intensité de la transpiration.

Déterminations relatives à l'ouverture des stomates. — On a généralement pris une feuille entière pour chaque méthode d'observation. Mais pour éviter le plus possible les erreurs dues à l'individualité des feuilles, on a exécuté dans d'autres séries d'observations des coupes d'épidermes d'une même feuille: un morceau pour la fixation dans l'alcool, un autre pour les mesures dans la paraffine et un troisième pour l'observation à l'aide de l'illuminateur "Opak". Dans le cas où c'était possible (grandes feuilles), on a utilisé de plus la méthode d'infiltration sur la même feuille. L'exécution de plusieurs coupes sur la même feuille ne nous semble pas influencer les résultats de nos observations des stomates *in situ*, puisque ceux-ci ne se trouvaient pas au voisinage immédiat des bords de la coupe (où l'état d'ouverture n'est souvent pas typique), mais toujours au milieu d'un assez grand morceau.

SOLOVSKY-IRTEL v. BRENNENDORF (52) écrit, qu' "une même feuille peut fournir plusieurs lambeaux, à condition de laisser entre-

chaque opération le temps nécessaire au rétablissement du tissu irrité." Malheureusement, on ne trouve pas dans son mémoire quel en est le temps nécessaire et sur quelles expériences elle s'appuie.

Afin de vérifier l'exactitude des mesures obtenues avec la méthode de LLOYD à l'aide de l'illuminateur "Opak", on a observé une région de la feuille avec ce dernier, en mesurant les stomates. Puis, en cet endroit, on a coupé l'épiderme, parfois avec du mésophylle, et parfois sans mésophylle, en mettant les coupes ensuite dans l'alcool. Il va sans dire qu'on a utilisé des plantes dont on s'était assuré d'abord à l'aide d'observations continues avec l'illuminateur "Opak", que pendant le temps nécessaire pour cette opération, les stomates ne réagissent pas à la lumière.

De même, on a comparé les observations faites sur les préparations à sec à l'aide de l'illuminateur "Opak", avec celles qui ont été trempées dans la paraffine: après avoir mesuré les stomates avec l'illuminateur, on a recouvert les coupes (le morceau de feuille ou la feuille entière) de paraffine, en observant le même endroit d'après la méthode de STALFELT (56).

Pour étudier l'influence de différents liquides sur les mêmes stomates, nous changeons les liquides pendant le séjour du sujet sous le microscope. Comme d'ordinaire, l'un des liquides est enlevé avec un papier filtre d'un côté de la lamelle, et on le remplace par des gouttes d'un deuxième liquide, appliqué de l'autre côté. Dans le cas où les liquides ne se mélangent pas, la lamelle est enlevée avant cette manipulation, ce qui facilite l'enlèvement du premier liquide.

Afin de ne pas perdre de vue, pendant le changement de liquides, les stomates étudiés, on a dessiné la plage de l'épiderme observé.

Dans tous les cas comportant des mesures quantitatives, on a seulement mesuré la largeur d'ouverture, qui est caractéristique en premier lieu de l'intensité de la transpiration, et non la longueur des ouvertures stomatiques. Pour obtenir la moyenne de l'état d'ouverture, on a exécuté dix à vingt mesures en calculant la moyenne arithmétique.

Etude des caractères des membranes. — Pour l'étude de la nature chimique des membranes des stomates et de l'épiderme, on s'est servi de réactifs histochimiques (chlorure de zinc iodé, Soudan III).

Dans le but de déterminer des différences chimiques et structurales dans le sujet microscopique, sans modifier son état structural, on s'est servi de la méthode toute moderne de la fluorescence diverse des couches composant les membranes. Dans l'application de cette méthode, on a suivi les prescriptions de HAITINGER (19) et HAITINGER-LINSBAUER (20). On a obtenu en général de bons résultats par la fluorescence propre des substances membranaires. Mais, dans certains cas, on s'est servi aussi de la fluorescence "induite" par des "fluochromes" comme le Thioflavin S et le Primulin. Dans ces expériences, on a utilisé un nouveau type de microscope à fluorescence, fabriqué par REICHERT-Vienne, et des porte-objets spéciaux en verre, perméables aux rayons ultra-violets et dont l'épaisseur ne dépassait pas 1 mm.

Dans le même but de déterminer la localisation de la cutine dans les stomates, on a aussi fait des observations avec le microscope polarisant. Par la différence de couleur d'interférence entre des nicols croisés, on a pu établir sur des préparations d'épidermes les régions à cutine et celles à cellulose.

On a aussi utilisé la double réfraction des mêmes épidermes ou coupes transversales dans les liquides différents, pour étudier les degrés différents de leur gonflement.

On a utilisé l'illuminateur "Opak" LEITZ avec lampe de microscope MIGNON. Les dessins ont été exécutés à l'aide de l'appareil à dessin d'après Abbe, et puis complétés à la main. Les micro-photographies ordinaires ont été tirées au moyen de l'appareil microphotographique de REICHERT d'après Romeis (Kam. S.).

Les photographies de la fluorescence, dont nous ne reproduisons qu'une, ont été faites avec un appareil spécial et des clichés panchromatiques de 4,5/6 cm, en utilisant un objectif apochromatique.

Les expériences discutées dans ce travail ont été conduites avec interruptions du 1er Janvier 1934 jusqu'en Octobre 1937.

I. CRITIQUE DES METHODES DE CONTROLE ET DE LA FAÇON DE LES APPLIQUER

Si l'on veut connaître la valeur d'une méthode quelconque, il faut la comparer à une ou à plusieurs autres. Dans ce travail, la valeur de la méthode de LLOYD (28) va être jugée par sa comparaison avec les modes d'observations suivants: 1^o/ examen à sec, à l'aide de l'illuminateur "Opak", 2^o/ observation directe de coupes et morceaux de feuilles dans la paraffine à l'aide d'un objectif à immersion, 3^o/ observation à sec de coupes d'épiderme entre lame et lamelle, et 4^o/ méthode indirecte d'infiltration au moyen des liquides employés par SCHORN (48) et DIETRICH (9).

Avant d'entrer dans l'analyse critique de la méthode de LLOYD, il est indispensable de décider d'abord, jusqu'à quel point on peut se fier aux méthodes de contrôle et quelle est la façon la plus convenable de les appliquer.

a) INFLUENCE DE L'ABLATION DES FEUILLES SUR LES STOMATES.

Puisque, pour la plupart des plantes, on a fait des observations sur des feuilles détachées, il était nécessaire de vérifier d'abord, si la coupe même provoque des changements ou non. En outre, on a dû établir, après combien de temps, depuis l'ablation de la feuille, les stomates subissent des changements, et dans quel sens.

Dans ce but, on a observé à l'aide de l'illuminateur "Opak" ou de l'immersion dans la paraffine, les feuilles sans les détacher de la plante (expériences faites avec *Solanum tuberosum*, *Beta vulgaris*, *Brassica oleracea*). Les pots ont été mis sur la table du laboratoire, à côté du microscope et les feuilles ont été inclinées sur la platine du microscope. — Après avoir mesuré quelques stomates de la feuille, on l'a détachée de la plante et on a noté le temps au bout duquel les stomates ont réagi.

On a constaté que l'action de détacher des feuilles n'a pas changé l'état d'ouverture des stomates et que pour nos objets, il y

avait toujours après le sectionnement, au moins dix minutes pendant lesquelles les ouvertures des stomates ne changeaient pas (observation à sec, à l'aide de l'illuminateur "Opak" et dans l'huile de paraffine).

Ci-après (Tableau No. I) quelques exemples, prouvant que le fait de détacher les feuilles n'a aucune influence sur les ouvertures des stomates. Comme on le voit d'après ce tableau, on a fait ces observations sur des stomates ouverts ainsi que fermés.

TABLEAU No. I

Influence de l'ablation des feuilles sur la largeur des ouvertures des stomates. Observations faites à l'aide de l'illuminateur "Opak".

Espèce	Moyenne de la largeur d'ouvert. des stomates de feuilles rattachées à la plante. en μ	Moyenne de la largeur d'ouvert. des mêmes stomates aussitôt après l'ablation. en μ	Les mêmes stomates après 5 minutes. en μ	Les mêmes après 10 minutes en μ
<i>Solanum tuberosum</i>	6.6	6.6	6.6	6.6
"	1.5	1.5	1.5	1.5
"	fermés	fermés	fermés	fermés
<i>Brassica oleracea</i>	5.3	5.3	5.3	5.3
"	fermés	fermés	fermés	fermés
<i>Beta vulgaris</i>	3.9	3.9	3.9	3.9
"	fermés	fermés	fermés	fermés

On a fait les mêmes expériences avec des feuilles coupées au dehors et apportées au laboratoire.

Dans ces expériences, nous avons observé trois à cinq stomates, se trouvant dans le même champ microscopique. Après les avoir mesurés, on éteignait la lumière, pour diminuer le plus possible le temps d'éclairage artificiel. Au point de vue lumière, la feuille se trouvait pendant l'intervalle des mesures dans des conditions sem-

blables à celles du dehors, puisque l'observation se faisait sur la table du laboratoire, devant une fenêtre ouverte et sous les rayons du soleil. Toutes les deux à trois minutes, on a rallumé la lampe de l'illuminateur "Opak" et on a mesuré les stomates. On s'est assuré de cette façon, que pour la plupart de nos objets, il y avait assez de temps pour exécuter les mesures avant que les stomates ne commencent à réagir. Tous les changements qu'on a pu observer étaient dans le sens de la fermeture.

Le tableau (No. II) ci-dessous montre par quelques exemples, pendant combien de temps l'ouverture primitive des stomates persiste. La largeur des ouvertures en μ est la moyenne des ouvertures de plusieurs stomates mesurés.

TABLEAU No. II

Temps pendant lequel persiste l'ouverture des stomates observés à l'illuminateur "Opak".

Espèce	Moyenne de la largeur d'ouverture des stomates en μ	Temps pendant lequel cette largeur persiste
<i>Vinca rosea</i>	6.3	25 minutes (entre 10h ³⁵ — 11h ⁰⁰)
"	3.9	2 heures (entre 9h ⁰⁰ — 11h ⁰⁰)
<i>Solanum tuberosum</i>	6.6	15 minutes (entre 8h ²⁵ — 8h ⁴⁰)
<i>Solanum nigrum</i>	6.2	3 minutes (à toute heure de la journée)
<i>Brassica oleracea</i>	5.3	10 minutes (entre 10h ⁴⁵ — 10h ⁵⁵)
"	1.3	20 minutes (entre 12h ¹⁵ — 12h ³⁵)
<i>Medicago sativa</i>	7.9	40 minutes (entre 10h ⁴⁰ — 11h ²⁰)
"	4.2	20 minutes (entre 11h ⁴⁰ — 12h ⁰⁰)

En outre, on a pu observer à l'aide de l'illuminateur "Opak" que les stomates des feuilles détachées se fermaient plus vite que les stomates des feuilles, encore rattachées à la plante. Pendant que les stomates de *Medicago sativa*, mesurés lors d'une observation sur une feuille détachée, gardaient leurs ouvertures (de 6,5 μ environ) pendant 40 minutes, ceux d'une feuille rattachée à une branche gardaient ces ouvertures pendant une observation de 65 minutes.

Nous concluons que les feuilles coupées et observées dans le laboratoire ne commencent à fermer leurs stomates qu'après dix minutes ou plus, ce qui s'accorde avec les observations de STALFELT (57) p. 31, qui a étudié ce problème en détail. Cet auteur a remarqué que les réactions photo-actives d'ouverture sont annulées très lentement. Chez nos objets, le temps nécessaire à la fermeture variait selon les espèces et selon les heures de la journée (voir le Tableau No. II). Elle variait aussi chez la même espèce. Ainsi, nous avons pu établir que vers midi, quand il faisait très clair, la fermeture chez *Vinca rosea* avait lieu, dans le laboratoire, au bout de 40 à 50 minutes, tandis qu'elle s'effectuait en 15 à 20 minutes, le matin, vers 8 heures. Ce fait était connu par STALFELT (55), qui dit: "Il faut donc conclure que la vitesse de la fermeture photo-active est déterminée par la quantité totale de lumière absorbée précédemment. Plus la quantité de lumière sera grande, plus longtemps durera la phase photo-active de la fermeture."

PISEK (42) p. 626, a aussi trouvé que les stomates réagissent parfois très lentement au changement de la lumière. Il mentionne par exemple, qu'à partir du moment où les feuilles furent retirées de l'obscurité jusqu'au moment où les stomates étaient pour la plupart grandement ouverts, il s'est passé chez le *Lupin* un peu plus d'une demi-heure et chez *Coronilla* sp. et d'autres plantes, se trouvant exposées au soleil, plus d'une heure. Il prétend p. 627, que les stomates des feuilles de plantes de sous-bois réagissent plus vite que ceux des plantes croissant dans les terres ensoleillées et sèches. Mme SCHORN (48), p. 801, a aussi pu observer chez *Elatostemma* à l'aide de l'illuminateur "Opak", que le matin, la fermeture avait lieu au bout de 20 minutes et dans l'après-midi déjà au bout de 5 minutes, à cause de la tendance naturelle à la fermeture.

Dans tous les cas, on a fait des observations aussitôt après avoir coupé les feuilles, en supposant que pendant le bref délai nécessaire à l'observation, des changements photo-actifs ou hydro-actifs dus à des variations dans les réserves d'eau n'avaient pas lieu.

b) L'OBSERVATION DIRECTE.

1. L'illuminateur "Opak".

Nous allons maintenant étudier la possibilité d'appliquer les méthodes de contrôle proprement dites, en commençant par celle de l'illuminateur "Opak".

On trouve dans la littérature des opinions différentes sur la valeur d'observation des stomates au moyen de l'illuminateur "Opak".

Mme SCHORN (48) p. 801 prétend, que la chaleur et la sécheresse, dues à un fort éclairage artificiel, produisent un changement dans les ouvertures stomatiques. Tous ceux qu'elle a pu observer par suite de l'usage de l'illuminateur, étaient dans le sens de la fermeture. Mais ces réactions s'observaient seulement chez des plantes particulièrement sensibles. Chez d'autres, elle a pu établir que, pendant les 10 minutes dont elle a eu besoin pour exécuter les mesures, les stomates ne se sont pas fermés.

Pour s'assurer si les feuilles souffrent en effet de la lumière ou de la sécheresse et si, pour cette raison, elles ferment leurs stomates plus vite qu'elles ne l'auraient fait sous l'influence de l'éclairage naturel, on a tenu sur la table une autre feuille coupée, comme témoin. Après environ dix minutes d'observation de la première avec l'illuminateur (la lampe ne s'allumait qu'au moment des mesures), on a comparé l'état d'ouverture de ces stomates sous le microscope, à celui de la feuille témoin. Il n'y avait pas de différences notables.

Le tableau (No. III) ci-dessous montre la largeur d'ouverture des stomates dans ces expériences.

TABLEAU No. III.

Largeur des stomates de feuilles observées aussitôt après leur détachement et puis pendant 10 minutes de leur séjour sur la platine du microscope, comparés à ceux de feuilles se trouvant pendant 10 minutes sur la table du laboratoire, dans les mêmes conditions d'éclairage.

Espèce	Feuilles sous le microscope en μ	Feuilles témoins sur la table en μ
<i>Vinca rosea</i>	6.7	6.2
<i>Solanum tuberosum</i>	4.1	4.7
<i>Plantago Lagopus</i>	3.9	4.4
<i>Dodonaea viscosa.</i>	5.3	4.9
<i>Medicago sativa</i>	7.9	6.6

On voit que les différences entre les ouvertures observées à l'illuminateur aussitôt après l'ablation de la feuille et celles de la feuille témoin sont irrégulières et (sauf chez *Medicago*), proches des limites d'erreur d'observation. Dans ces expériences, il y avait un temps d'au moins dix minutes, pendant lequel les stomates des feuilles coupées persistaient dans leur état d'ouverture initial.

Dans nos expériences, nous avons comparé l'influence sur les stomates d'une illumination continue pendant un temps donné au moyen de la lampe de l'illuminateur, à celle d'une illumination provoquée uniquement au moment des mesures. Les résultats montrent, qu'il n'y avait pas de différence dans l'action de ces deux traitements. Ce résultat se confirme pour *Vinca rosea* (durée de l'expérience 30 minutes, observation faite à 9 h. du matin, ouverture des stomates dans les deux cas : $7,9 \mu$ environ) et *Medicago sativa* (durée de l'expérience 15 minutes, observation faite à 9.30 h. du matin, ouverture des stomates dans les deux cas $6,6 \mu$ environ). Chez *Solanum nigrum* au contraire, les stomates dans la lumière continue, aussi bien que dans la lumière produite seulement pour les mesures, ne conservaient la largeur initiale de leur ouverture ($5,3 \mu$) que pendant 5 minutes.

Il résulte de nos observations : 1) que la lumière de l'illuminateur "Opak" ne provoque pas de changements dans l'ouverture des stomates, puisque la même ouverture persiste, que la lumière artificielle soit beaucoup ou peu utilisée, 2) que le délai pendant lequel la largeur d'ouverture des stomates des feuilles coupées persiste, diffère selon les espèces et les conditions d'illumination précédant l'expérience.

2. L'immersion dans l'huile de paraffine.

Au sujet de la méthode d'observation directe dans l'huile de paraffine, nous sommes d'accord avec STALFELT (57), qui constate, p. 28, qu'il n'y a pas de changement rapide dans les largeurs d'ouverture des stomates comme conséquence de l'application de l'huile de paraffine (ni même de l'éclairage intensif, ce qui s'accorde avec ce qui précède) et en opposition avec NIUS (36), p. 43, qui craint le contraire. Nous avons pu confirmer ces conclusions pour tous les objets étudiés par nous. D'après STALFELT, il faut toujours tenir compte pendant les mesures des petites pulsations de turgescence qui,

pourtant, ne sont pas augmentées par l'éclairage et l'usage de l'huile de paraffine.

Nous avons comparé les résultats d'observations dans la paraffine aux mesures, obtenues à sec, à l'aide de l'illuminateur "Opak". On s'est servi d'abord de l'illuminateur. Puis, on a observé les mêmes endroits, qu'on a le plus souvent retrouvés, sous la paraffine. Les mesures obtenues concordaient. Pour pouvoir appliquer ces deux modes d'observation sur un même endroit on a choisi sur la feuille une portion limitée par deux nervures, sans toutefois la marquer de taches d'encre ni de piqûres, pour ne pas irriter le tissu et ne pas causer de changements dans l'état des stomates.

Le tableau suivant montre quelques mesures de ce genre.

TABLEAU No. IV.

Comparaison entre les largeurs des stomates obtenues à sec avec l'illuminateur "Opak" et celles, obtenues dans la paraffine.

Espèce	Moyenne des largeurs des stomates observés avec l'illuminateur "Opak" en μ	Moyenne des largeurs des stomates observés dans la paraffine en μ
<i>Medicago sativa</i>	7.5	9.1
<i>Solanum nigrum</i>	7.2	6.1
<i>Plantago Lagopus</i>	4.1	4.8
<i>Vinca rosea</i>	6.6	7.9
<i>Dodonaea viscosa</i>	4.1	3.5
<i>Albersia Blitum</i>	2.6	2.2

Nous avons effectué la mesure des stomates dans la paraffine de deux façons: 1^o/ on a pris une feuille entière ou une grande partie de feuille en mettant une goutte de paraffine sur un endroit et en observant à l'aide d'un objectif à immersion. De cette façon, la paraffine n'a pas pu pénétrer dans les espaces intercellulaires périphériques ouverts par la coupe. 2^o/ on a coupé (comme STALFELT le fait le plus souvent), une "fenêtre" de 0,5 cm², et on l'a recouverte entièrement de paraffine, de sorte que celle-ci pouvait infiltrer le morceau de feuille par l'intermédiaire du tissu lacuneux.

Ces deux méthodes ne donnaient pas de résultats tout à fait identiques. Dans les feuilles à stomates ouverts, la fermeture avait lieu après plus de temps dans le cas de feuilles entières ou de grands morceaux que dans celui de petits morceaux (fenêtres), recouverts complètement de paraffine. Ainsi, dans une feuille intacte de *Medicago sativa*, les stomates restèrent ouverts de 7,8 μ dans la paraffine pendant 45 minutes, tandis que dans une "fenêtre" de 0,5 cm², recouverte de paraffine, le rétrécissement des stomates ouverts à un degré semblable, avait déjà lieu après 15 minutes. Les stomates du *Dodonaea viscosa* restèrent ouverts pendant 25 minutes dans le cas d'une feuille entière, tandis que dans une "fenêtre", observée dans les mêmes conditions, les stomates se fermèrent déjà après 10 minutes. A en juger par ces résultats, l'utilisation de la paraffine ne pouvait pas fausser le résultat de nos mesures, même dans les petits morceaux, puisque la mesure nous prenait au plus dix minutes. à un degré semblable, avait déjà lieu après 15 minutes. Les stomates gardaient même de grandes ouvertures pendant un temps variant de 20 à 60 minutes, et quelquefois davantage. *Portulaca oleracea* et *Solanum nigrum* seulement forment des exceptions à cette règle, comme on le voit d'après le tableau No. V. Leurs stomates se fermaient assez vite dans l'huile de paraffine et il fallait en tenir compte.

TABLEAU No. V.

Le temps nécessaire à la fermeture des stomates dans la paraffine.

Espèce	Moyenne des ouvert. des stomates au commencement des mesures en μ	après 3' en μ	après 5' en μ	après 7' en μ	après 10' en μ	après 15' en μ	après 20' en μ
<i>Portulaca oleracea</i>	12	12	5	3			fentes
"	7.9	7.2	6.6	5.2	3.5		fentes et fermés
<i>Solanum nigrum</i>	10.6	10	7.9		3.7	fentes ou fermés	
"	6.2	6.2	3.5	3.5	2.6	fermés	

On a pu observer que les stomates de ces mêmes plantes, ouverts à un très haut degré, se rétrécissent plus vite dans la paraffine que ceux, ouverts à un degré moyen ou petit.

Pour établir si les stomates se comportent dans la paraffine de la même façon qu'à l'air, on a adopté une méthode analogue à celle, décrite plus haut : on a observé une partie d'une feuille dans la paraffine, en laissant une autre sur la table, comme témoin. Dis minutes environ après la première observation dans la paraffine, on a observé le morceau témoin, également dans la paraffine; les deux mesures concordaient à peu près. Chez une feuille de *Vinca rosea*, enduite de paraffine et observée sitôt après l'ablation de la feuille, on a constaté une largeur moyenne des stomates de $6,6 \mu$. La mesure moyenne du morceau témoin, qui se trouvait pendant 15 minutes à l'air, sur la table du laboratoire, était de $6,1 \mu$.

Dans toutes nos mesures exécutées avec des feuilles d'espèces différentes, nous avons pu établir que les grandeurs d'ouvertures mesurées à sec avec l'illuminateur "Opak" correspondaient toujours assez bien à celles qu'on mesurait dans l'huile de paraffine. (Tableau No. IV). La valeur des mesures obtenues par la méthode de LLOYD, a donc été jugée par la comparaison avec ces deux méthodes.

3. L'observation des coupes à sec.

Dans beaucoup de cas, la méthode de LLOYD a été aussi comparée à l'observation des coupes à sec, en utilisant, comme en microscopie ordinaire, l'éclairage en lumière transmise, méthode qui s'est montrée très utile, comme on le verra dans la suite de ce travail.

c) METHODE INDIRECTES: L'INFILTRATION.

Toutes les méthodes précédentes montraient d'autre part une certaine concordance avec le degré d'infiltration par les liquides des séries de Mme. SCHORN (48) et DIETRICH (9). Pour la pénétration de chaque liquide de la série de DIETRICH on a adopté la notation de PISEK et CARTELLIERI (43), p. 205; 1—2—3 points isolés jusqu'à beaucoup de points isolés, I, II, III, points apparaissant lentement jusqu'à très vite. (Lentement veut dire au plus $\frac{1}{2}$ minute). Pour les grandes taches qui apparaissent très vite, le signe utilisé est Δ .

Toutefois, nous avons observé qu'un degré d'infiltration moyen correspondait toujours à un degré

d'ouverture petit. Ainsi par exemple, dans le tableau No. VII (dernière ligne) chez *Dodonaea viscosa*, un degré d'infiltration moyen (xylol et pétrole II₂; huile de térébenthine + huile de ricin I₁) correspond à un petit état d'ouverture, c'est à dire à l'ouverture s'approchant d'un μ , ou aux fentes ou même aux stomates fermés. Dans le tableau No. VIII, chez *Plantago Lagopus* (deuxième ligne), un degré d'infiltration moyen (xylol III₁; pétrole II₁; huile de térébenthine + huile de ricin I₁) ne correspond pas à un degré d'ouverture moyen, mais en réalité à un état d'ouverture très petit, de 1 à 2 μ . Il n'y a que le degré d'infiltration très grand qui corresponde à un degré d'ouverture considérable, comme on le voit d'après les exemples du tableau No. VII pour *Dodonaea viscosa*, et dans le tableau No. VIII pour *Vinca rosea* et *Medicago sativa*.

On a aussi constaté qu'un même état d'infiltration correspondait chez une même plante à des ouvertures différentes. Par exemple, dans le tableau No. VIII, chez *Rosa* "Dorothy Perkins", le même état d'infiltration correspond à des ouvertures de 4,1 μ et de 2,3 μ . Dans le tableau No. VIII, chez *Solanum nigrum*, on voit aussi, qu'un très grand degré d'infiltration correspond, dans deux cas, à des états d'ouverture variés.

La méthode d'infiltration ne nous a donc renseigné qu'approximativement sur l'état d'ouverture. Nous n'avons pas tiré de conséquences des observations faites par cette méthode, puisque les résultats correspondaient plus ou moins aux mesures obtenues à l'aide des méthodes d'observation directe. Cette méthode indirecte nous a seulement aidé à juger grossièrement de l'état d'ouverture.

L'amphistomatie des feuilles joue peut-être un certain rôle dans le degré d'infiltration. La plupart de nos objets sont des types amphistomatiques (*Solanum nigrum*, *Solanum tuberosum*, *Brassica oleracea*, *Vinca rosea*, *Medicago sativa*, et autres). LEICK (27), p. 29, prétend que "la pénétration des liquides d'infiltration sur un côté de la feuille dépend beaucoup du degré d'ouverture des stomates du côté inverse." Toutes nos observations des stomates se faisaient toujours sur la face inférieure des feuilles.

Avec ces remarques, nous terminons la discussion des méthodes auxquelles on a comparé la méthode de LLOYD et de la façon de les appliquer.

II. DANS QUELS CAS LA MÉTHODE DE LLOYD EST-ELLE APPLICABLE?

a) CLASSIFICATION DES FEUILLES SUIVANT LEUR ANATOMIE.

Par nos examens à l'aide des méthodes de contrôle citées, nous avons pu établir qu'il y a certaines plantes auxquelles la méthode de LLOYD n'est pas applicable et chez lesquelles on trouve toujours les stomates fermés dans l'alcool, bien qu'à l'aide des autres méthodes, on constate qu'ils sont ouverts. Les espèces observées par nous et auxquelles la méthode de LLOYD s'est montrée inapplicable, sont: *Citrus sinensis*, *Ceratonia Siliqua*, *Ficus nitida*, *Eucalyptus rostrata*, *Pittosporum Tobira*. Par exemple, des épidermes de *Citrus sinensis*, plongés dans l'alcool, ont montré les stomates fermés, alors qu'à l'état naturel ils sont ouverts, comme on l'a vu par l'application des méthodes d'infiltration ou à la paraffine (voir tableau No. VI). Par contre, on a constaté, qu'il y a d'autres plantes chez lesquelles le degré d'ouverture, mesuré à l'aide de la méthode de LLOYD, correspond presque exactement à celui qui est déterminé avec les méthodes de comparaison. Ainsi par exemple, des épidermes de *Pisum sativum* (sans mésophylle) possèdent pratiquement les mêmes ouvertures dans l'alcool (5.3μ), dans la paraffine (6.3μ), sous l'illuminateur "Opak" (5.9μ) et correspondent à de grands degrés d'infiltration. Voici la liste des plantes, étudiées par nous, auxquelles on a appliqué la méthode de LLOYD avec succès: *Pisum sativum*, *Beta vulgaris*, *Brassica oleracea*, *Solanum tuberosum*, *Solanum nigrum*, *Calendula officinalis*, *Plantago Lagopus*, *Vinca rosea*, *Medicago sativa*, *Albersia Blitum*, *Chenopodium murale*, *Amaranthus retroflexus*.

On a pu constater d'autre part, que les stomates de *Dodonaea viscosa* et *Rosa* sp. représentent des types de passage entre les deux groupes précédents. Lorsque les stomates de ces feuilles, observés à sec, à l'aide de l'illuminateur "Opak" ou dans l'huile de paraffine, étaient largement ouverts, ceux que l'on observait dans l'alcool, avaient des ouvertures beaucoup plus étroites. Lorsque nous avons constaté à l'aide de ces méthodes de comparaison des ouvertures très étroites, nous avons trouvé dans le morceau plongé dans l'alcool, des stomates très peu ouverts ou complètement fermés (voir tableau No. VII).

On a essayé de voir s'il y a quelques relations entre l'anatomie des feuilles et les différences dans le comportement des stomates envers l'alcool. En divisant les feuilles en deux groupes, 1^o/ l'un auquel on peut appliquer la méthode de LLOYD, 2^o/, l'autre, auquel on ne peut pas l'appliquer, on a trouvé que ces deux groupes, tout en ayant un comportement différent envers l'alcool, sont caractérisés également par une adhérence plus ou moins grande de l'épiderme au mésophylle. Les genres auxquels on ne peut pas appliquer la méthode de LLOYD, possèdent des feuilles à épiderme fortement adhérent au mésophylle, c.à.d. non détachable par arrachement, tandis que les types de feuilles auxquelles on peut bien appliquer la méthode de LLOYD, possèdent des épidermes facilement détachables par arrachement. Cette observation est nouvelle. LLOYD, dans sa publication de 1908, ne mentionne aucune influence de la structure de la feuille, telle que l'adhérence du mésophylle à l'épiderme etc.) sur la possibilité d'appliquer sa méthode. *) Il n'y a que chez SOLOVSKY-IRTEL v. BRENNDOERF (52), p. 13 qu'on trouve une énumération des conditions auxquelles la plante doit répondre, pour se prêter à la méthode de LLOYD. L'une d'elles, (no. 4) est: "un épiderme détachable par arrachement." Malheureusement cette indication est donnée accidentellement, sans que le mémoire énonce aucun fait permettant cette conclusion.

Les épidermes de *Dodonaea viscosa* et *Rosa* sp., dont le comportement envers la méthode de LLOYD donne des résultats intermédiaires entre les deux groupes précédents, représentent également, au point de vue de l'adhérence de l'épiderme, des types de passage entre les deux groupes de feuilles mentionnés ci-dessus.

1. Groupe I à épiderme adhérent.

On s'est demandé pourquoi les épidermes non détachables par arrachement et pour cela forcément coupés avec un peu de mésophylle, avaient toujours les stomates fermés dans l'alcool, malgré qu'on ait souvent constaté, à l'aide des méthodes de contrôle (illuminateur, paraffine, infiltration), qu'ils étaient ouverts *in situ*. Pour résoudre ce problème, nous avons cherché à voir tout d'abord, si

*) Un cas spécial, qui sera étudié à part, est celui de *Portulaca oleracea*, auquel la méthode de LLOYD ne s'applique pas, bien que cette plante possède un épiderme facilement détachable par arrachement.

la fermeture des stomates a déjà lieu au moment de la coupe de l'épiderme ou seulement de la fixation.

Dans ce but, on a fait des coupes d'épidermes de ce type et on les a aussitôt observées à sec (illuminées par dessous), entre lame et lamelle. Chez *Ficus nitida* et *Eucalyptus rostrata*, on a établi que la coupe ne causait pas la fermeture des stomates et que leurs ouvertures correspondaient ainsi aux résultats de la méthode d'infiltration, appliquée aux feuilles intactes. Dans le cas d'une infiltration nulle ou faible, on a constaté sur des épidermes observés à sec, que les stomates étaient fermés, tandis que pour un haut degré d'infiltration (comme on le voit dans le tableau No. VI), on a trouvé les stomates largement ouverts. (Cet état ne persistait du reste de 2 à 4 minutes, puis, les stomates se sont fermés: il est probable, que la déshydratation y a joué un certain rôle). L'usage de l'immersion dans la paraffine et de l'illuminateur "Opak" ne permettait pas toujours, dans le cas de ces espèces sauf chez des feuilles jeunes et pas trop épaisses, d'établir le degré d'ouverture.

Les stomates de *Ficus* et *Eucalyptus*, ouverts*) à sec, se fermaient dans l'alcool, excepté les stomates périphériques des coupes, qui restaient ouverts. Ces stomates périphériques observés précédemment à sec étaient beaucoup plus largement ouverts que ceux du centre. (On n'a jamais pu observer de différences aussi considérables entre les stomates centraux et périphériques de coupes de feuilles à épiderme facilement détachable par arrachement). Les causes de la fermeture des stomates dans l'alcool seront étudiées par la suite

Le fait que les stomates, ouverts *in situ* et dans les coupes pendant leur observation à sec, se ferment après le transfert dans l'alcool, prouve, quelle que soit l'interprétation de ce fait, qu'on ne peut pas appliquer la méthode de LLOYD à ces plantes.

On n'a jamais trouvé de stomates ouverts sur les coupes d'épidermes observées à sec chez d'autres objets à épiderme adhérent tels que *Citrus sinensis*, *Ceratonia Siliqua* et *Pittosporum Tobira*. Pour se rendre compte de l'état des stomates *in situ*, la nature des

*) Les stomates de *Ficus* et *Encalyptus* fermés sur les coupes d'épiderme observées à sec, restaient fermés après leur transfert dans l'alcool.

feuilles de ces plantes n'a permis l'utilisation que de la méthode d'infiltration, sauf dans le cas de jeunes feuilles de *Citrus* pour lesquelles on a aussi pu employer la méthode à la paraffine.

Il est difficile de se rendre compte uniquement d'après l'infiltration, si ces stomates étaient largement ouverts in situ. Pour le *Citrus*, même dans le cas d'une très grande infiltration*) (liquide de SCHORN No. 4 pénétrant, pétrole Δ , xylol Δ , huile de térébenthine + huile de ricin I₁) et lorsque l'observation dans la paraffine a montré les stomates ouverts de 3 à 4 μ , les coupes d'épidermes observées à sec avaient les stomates fermés. On doit donc supposer que la fermeture s'effectue ici pendant la coupe.

Dans les cas de *Ceratonia* et *Pittosporum*, on n'a jamais pu constater un haut degré d'infiltration. Le plus grand constaté était : liquide de SCHORN 3 pénétrant, pétrole III, xylol II, huile de térébenthine + huile de ricin o paraffine o. A en juger d'après l'état d'infiltration, il semble que l'amplitude des mouvements des stomates de ces deux genres soit toujours petite et que des ouvertures très grandes ne s'y produisent jamais. SCHWENDENER (50) a déjà observé que les mouvements stomataires chez les feuilles persistantes sont minimes, grâce à leur structure, comprenant cuticule épaisse et lumens étroits. Malheureusement, il est encore plus difficile de juger de l'état naturel in situ chez ces deux plantes que chez l'Oranger. Il est aussi possible que dans ces cas, la fermeture ait également lieu pendant la coupe.

Quelle que soit l'explication correcte de ces phénomènes on ne peut pas appliquer la méthode de LLOYD aux feuilles à épiderme adhérent. On voit donc que les stomates de ce groupe à épiderme adhérent se ferment soit pendant la fixation dans l'alcool (*Ficus nitida* et *Eucalyptus rostrata*) soit déjà pendant l'exécution de la coupe (*Citrus sinensis* et probablement *Ceratonia Siliqua* et *Pittosporum Tobira*).

*) Il a été démontré par OPPENHEIMER et MENDEL (40) que cette méthode convient au *Citrus*.

TABLEAU No. VI.

Comparaison des moyennes d'ouvertures des stomates de types à épiderme fortement adhérent au mésophylle.

Espèce	A sec aussitôt après la coupe	Dans l'alcool	Dans la paraffine	Infiltration				
				xylol	pétrole	huile de térébenthine + huile de ricin	paraffine	liquides de SCHORN
<i>Ficus nitida</i>	6 μ	fentes, fermés		\triangle	\triangle	II ₂	I ₁	7 +
"	fermés	fermés		I ₁	0	0	0	1 +
<i>Eucalyptus rostrata</i>	12 μ	la plupart fermés périphériques ouverts	10 μ	\triangle	\triangle	III ₃	II ₁	8 +
"	fentes, fermés			II ₁	II ₁	0	0	2 \pm
<i>Citrus sinensis</i>	fermés	fermés	3 à 4 μ	\triangle	\triangle	I ₁	0	5 +
"	fermés	fermés		I ₁	II ₁	0	0	1 +
<i>Pittosporum Tobira</i>	fermés	fermés		II ₁	0	0	0	3 +
<i>Ceratonia Siliqua</i>	fermés	fermés		I ₁	I ₁	0	0	1 +

2. Groupe II de transition.

Les feuilles de *Dodonaea viscosa* et *Rosa* "Dorothy Perkins" représentent des types de passage entre le groupe à épiderme fortement adhérent au mésophylle et le groupe à épiderme facilement détachable qui sera étudié par la suite. L'adhérence de leurs épidermes est suffisante pour empêcher qu'on les arrache facilement. Il faut donc les détacher en les coupant, d'où il résulte qu'il y a toujours un peu de mésophylle au centre des coupes. Cependant, on peut enlever des zones marginales sans mésophylle en combinant coupe et arrachement. Dans le cas où, à l'aide de l'illuminateur ou bien par l'immersion dans la paraffine, nous déterminions que les stomates étaient largement ouverts, les morceaux d'épiderme de ces mêmes feuilles

observés dans l'alcool avaient les ouvertures beaucoup plus étroites. Et quand, à l'aide de l'illuminateur et dans la paraffine, nous trouvions des ouvertures très étroites, on constatait dans le morceau d'épiderme plongé dans l'alcool, des stomates à ouverture faible ou complètement fermés. La fixation dans l'alcool montre donc les stomates moins ouverts qu'ils ne le sont *in vivo*, à en juger par toutes les méthodes de comparaison.

Sur des coupes tangentielles de ces feuilles, observées dans l'alcool, on voit très nettement que les stomates sont ouverts beaucoup plus largement aux endroits où il y a peu de mésophylle qu'aux endroits où il y en a davantage (tableau No. VII). Autrement dit: dans l'alcool les ouvertures des stomates des endroits à minimum de mésophylle correspondent relativement mieux à l'état naturel, à en juger par les mesures faites avec l'illuminatur ou bien à l'aide de l'immersion dans l'huile de paraffine. Mais comme on l'indique au tableau No. VII, elles sont tout de même plus petites que les mesures obtenues à l'aide des méthodes de comparaison.

Chez ces mêmes plantes on a aussi étudié des coupes d'épiderme à sec, entre lame et lamelle. On a pu constater que ces coupes, qu'elles possèdent beaucoup ou peu de mésophylle, avaient les stomates fermés ou ouverts au même degré que les stomates observés *in situ*, et ceci quelle que soit l'épaisseur du mésophylle (Tableau No. VII).

En ajoutant ensuite de l'alcool, on a pu s'assurer que le rétrécissement est produit par ce liquide.

Les mesures prises sur les stomates aux endroits à épiderme sans mésophylle correspondaient presque à l'état d'ouverture mesuré par les autres méthodes. On le constatait surtout chez *Dodonaea viscosa*, où l'épiderme est relativement moins adhérent au tissu du mésophylle et ce dernier est beaucoup plus lâche que chez *Rosa* sp. Pour ces plantes, surtout pour *Dodonaea viscosa*, l'observation à sec est plus à conseiller, car, dans ce cas, les ouvertures stomatiques se rapprochent plus de l'état naturel que dans le cas d'observation dans l'alcool.

TABLEAU No. VI.
 Comparaison des moyennes d'ouvertures des stomates chez les feuilles
 de *Rosa* "Dorothy Perkins" et *Dodonaea viscosa*.

Espèce	Coupes à sec		Coupes dans l'alcool		Morceaux de feuilles dans paraffine	Morceaux de feuilles (illumina- teur "Opak")	Infiltration				
	avec peu de mésophylle	avec plus de mésophylle	avec peu de mésophylle	avec plus de mésophylle			xylol	pétrole	h. de herb + h. de ric.	paraffine	Liquides de SCHORN
<i>Rosa "Dorothy Perkins"</i>	4.1 μ état d'ouverture varié	4.1 μ	2.1 μ état d'ou- verture varié	1.5 μ fentes fermées	48 μ	5.1 μ	III ₃	III ₂	I ₂	0	3 +
"	2.3 μ quelques fentes	2.3 μ	1.5 μ fentes, état varié	fentes, fermés	3.5 μ qq. fentes.	3.5 μ qq. fentes	III ₃	III ₃	I ₂	0	3 +
<i>Dodonaea viscosa</i>	6.6 μ	6.6 μ	4.8 μ	2.3 μ	68 μ	6.6 μ	III ₁	III ₂	I ₁	0	4 +
"	5.1 μ	5.6 μ	4.6 μ	2.2 μ	5.7 μ	5.5 μ	III ₁	III ₁	I ₁	0	
"	fermés	fermés qq. fentes	fermés	fermés	fermés qq.—uns 1.3 μ	fermés qq. fentes	II ₂	II ₂	I ₁	0	

Ajoutons que pendant l'observation à sec, on a pu se convaincre que les stomates situés aux endroits où l'épiderme était complètement ou presque dépourvu de mésophylle, se fermaient très vite (après deux minutes environ), tandis que ceux des endroits, où il y avait plus de mésophylle, restaient ouverts, pendant l'observation à sec, de 5 à 7 minutes.

Résumons : dans le deuxième groupe, les portions d'épidermes avec relativement beaucoup de mésophylle, se rapprochent, par leur comportement dans l'alcool, plutôt du premier groupe, possédant les épidermes fortement adhérents, tandis que les parties sans mésophylle se rapprochent plutôt du groupe à épidermes facilement détachables.

3. Groupe III à épiderme détachable.

Comme on le voit dans le tableau No. VIII, les épidermes du type facilement détachable par arrachement ont toujours montré dans l'alcool les ouvertures des stomates correspondant relativement bien à celles, obtenues à l'aide des autres méthodes de comparaison*).

Il semble que chez le type à épiderme facilement détachable, l'arrachement de celui-ci ne produit pas, même d'une façon transitoire, de changements dans le degré d'ouverture des stomates. puisqu'on trouve à peu près le même degré d'ouverture dans l'alcool et avant la fixation. Mais pour s'assurer que dans ce cas, la coupe même ne provoque pas de changement — qui pourrait se corriger sous l'influence de l'alcool — on a examiné les coupes d'épiderme sans mésophylle, entre lame et lamelle, à sec, tout de suite après l'opération. On a pu constater de cette façon chez *Vinca rosca*, *Medicago sativa*, *Solanum nigrum* et autres, que lorsqu'on trouvait à l'illuminateur et à l'immersion appliquée aux feuilles intactes, les stomates ouverts, les épidermes sans mésophylle, observés à sec entre lame et lamelle, possédaient également des ouvertures du même ordre. De même, lorsque avec les méthodes de comparaison, on trouvait les stomates fermés, les stomates des épidermes sans mésophylle et observés à sec étaient également fermés. Le degré d'ouverture persistait pendant un certain temps, ce qui suffisait à l'exécution des mesures.

*) On a pu observer que chez ces types, la facilité de l'arrachement de l'épiderme dépend de la turgescence des feuilles. On a constaté chez *Albersia Blitum* et *Medicago sativa*, que si les feuilles sont bien turgescents, l'enlèvement de l'épiderme est beaucoup plus facile que dans le cas où elles sont peu turgescents.

TABLEAU No. VIII.
Mesures moyennes d'ouverture des stomates d'épidermes avec et sans
mésophylle dans l'alcool et comparaison avec celles des autres méthodes

Espèce	Moy. de larg. d'ouv. des stomates observés dans l'alcool		Moy. d'ouv. des stomates observés à l'aide de l'illuminateur "Opak" en μ	Moy. d'ouv. des stomates observés à l'immersion ds. la paraffine. en μ	Infiltration			Liquides de SCHORN
	épiderme avec mès. en μ	épiderme sans mès. en μ			xylol	pétrole	H. de téré. + H. de ric.	
<i>Plum sativum</i>	1.7	5.3	5.9	6.3	Δ	Δ	I	I 5 +
<i>Vinca rosea</i>	1.5 qq. fentes	4.6	5.5	5.7	Δ	Δ	0	4 +
"	stom. fermés	2.6	2.8	2.4	III ₁	II ₂	0	2 +
<i>Plantago Lagopus</i>	2.0 état d'ouv. varié	5.5		6.4	Δ	Δ	II ₁	I ₁ 4 +
"	0.9 fentes	1.3	2.0	2.1	III ₁	II ₁	I ₁	+
<i>Medicago sativa</i>	2.5 (et fentes)	6.5			Δ	Δ	I ₁	+
"	fentes, stom. fermés	2.3	3.1	3.3	III ₁	II ₁	0	0
<i>Solanum nigrum</i>	4.1	6.2	7.4	8.1	Δ	Δ	I ₁	I ₁ 4 +
"	3.4	4.0	4.3	4.1	Δ	III ₂	I ₁	I ₁
<i>Alberia Blitum</i>	1.3	2.6	4.7	5.2	III ₁	III ₂	0	0

(L'indication "fentes" signifie que les ouvertures des stomates étaient plus étroites que 1 μ).

Après l'observation à sec, on a ajouté de l'alcool à ces mêmes coupes se trouvant entre lame et lamelle, et on a pris de nouvelles mesures. On a alors pu observer un léger rétrécissement de la largeur des ouvertures des stomates.

Pour des recherches sur la transpiration et l'assimilation, il importe peu que dans le cas de grandes ouvertures à l'étal naturel, les mesures soient un peu moindres qu'en réalité. Comme on le sait, des fluctuations d'ouverture influencent peu dans ce cas l'échange gazeux. Au contraire, dans le cas d'ouvertures très petites, le rétrécissement des stomates dans l'alcool peut provoquer des erreurs considérables dans l'évaluation des échanges gazeux, comme cela a été établi par HUBER (23) et STALFELT (57).

Chez *Portulaca oleracea*, les ouvertures des stomates après la fixation dans l'alcool ne correspondaient pas à celles qui étaient mesurées par les méthodes de contrôle. Il y avait toujours des modifications dans l'alcool: le plus souvent, dans ce liquide, les stomates étaient plus fermés que ceux, observés — avant l'arrachement — avec l'Opak et par l'immersion. Quelquefois, ils étaient ouverts comme ceux observés par les méthodes de comparaison et même davantage. Dans les mêmes coupes, on a trouvé souvent un comportement très irrégulier des stomates, dont certains étaient très largement ouverts et d'autres fermés, ou se présentaient avec de petites ouvertures.

L'explication, à notre avis, est à rechercher dans les blessures causées à l'épiderme de cette plante, qui est extrêmement tendre, par l'arrachement. On comprend facilement que pendant le rapide dessèchement d'un tel épiderme, des distorsions presque inévitables peuvent se produire, d'où variations dans l'état d'ouverture des stomates. Cet épiderme s'enlève facilement, mais cependant, il ne reste pas tendu comme chez d'autres plantes; au contraire il se plisse. Nous avons établi qu'on trouve dans l'épiderme détaché beaucoup d'endroits où les stomates manquent; ce fait indiquerait que ces organes sont souvent endommagés pendant l'arrachement. Dans notre photographie No. 1, on voit très nettement les cellules annexes et des trous à la place des stomates. Une partie considérable des stomates manque souvent: ils restent attachés au mésophylle.

Le fait qu'il y a des cas exceptionnels où l'épiderme est endommagé pendant l'arrachement, était connu par LLOYD (28), qui l'a constaté chez *Chrysoma pauciflosculosa*. Il le considère comme une

exception, puisque cette plante a une anatomie toute spéciale, qui expliquerait ce fait. Notre cas de *Portulaca oleracea* est aussi un peu spécial; les feuilles sont assez épaisses, le mésophylle est très lâche et contient beaucoup d'eau. L'anatomie de l'épiderme de cette plante présente aussi des caractères spéciaux: autour des cellules de fermeture, il y a deux cellules annexes leur ressemblant. Outre ces deux cellules, il y a encore deux cellules périphériques plus grandes, qui forment un deuxième cercle autour des stomates. Ce sont probablement ces caractères anatomiques qui permettent aux stomates de se détacher de l'épiderme pendant son arrachement.

Nous nous sommes demandé quelle était l'influence du mésophylle sur les ouvertures des stomates lors de l'application de la méthode de LLOYD aux feuilles de ce troisième groupe. Cela nous semblait important pour en tirer des conclusions quant à l'influence du mésophylle sur l'état des épidermes en général. Comme on le voit au tableau No. VIII, les ouvertures des stomates dans l'alcool étaient beaucoup plus petites sur les portions d'épiderme avec mésophylle que sur celles détachées de la même feuille sans mésophylle. On a également observé cette différence sur une même coupe, dont une partie comprenait du mésophylle et l'autre en était dépourvue. Cette influence du tissu mésenchymatique se retrouvait sur tous les sujets du troisième groupe étudiés par nous. Mais la différence des ouvertures n'était pas la même chez toutes les espèces. Par exemple, chez *Pisum sativum* (tableau No. VIII), on a mesuré dans l'alcool une ouverture moyenne des stomates de 5.3μ dans un épiderme sans mésophylle et 1.7μ dans un épiderme avec mésophylle. Chez *Solanum nigrum*, la différence entre les largeurs d'ouverture des stomates avec et sans mésophylle n'était pas toujours aussi considérable (sans mésophylle 6.2μ ; avec mésophylle 4.1μ).

Il est à noter que chez les plantes du troisième groupe, on n'a pas observé une différence bien considérable dans l'état d'ouverture des stomates entre la zone périphérique de la coupe et la partie centrale.

On a souvent pu observer sur une même coupe des différences d'ouvertures en rapport avec la quantité de mésophylle: les stomates des endroits pauvres en mésophylle étaient plus ouverts dans l'alcool que ceux qui en étaient bien pourvus. Puis, l'influence du mésophylle ne dépend pas seulement de sa quantité (épaisseur), mais

aussi de sa structure plus ou moins lâche. S'il est relativement lâche, comme chez *Solanum nigrum* par exemple, son influence sur la fermeture des stomates paraît être plus faible que chez *Vinca rosea*, où le mésophylle est plus serré et provoquerait un plus grand rétrécissement des stomates.

Il y a peu d'auteurs parmi ceux qui ont utilisé la méthode de fixation dans l'alcool, qui indiquent dans leurs publications, s'ils ont fait des coupes d'épidermes avec ou sans mésophylle. Il semble donc qu'ils n'ont pas accordé à cette question une attention suffisante. On a trouvé tout de même dans la littérature certaines indications sur le mode d'exécution des coupes. LLOYD (28), p. 28 et LOFTFIELD (29) ont utilisé des épidermes détachés sans mésophylle. RENNER (46), p. 492 prétend, qu'à cause des blessures (souvent invisibles) des cellules annexes, toujours produites à son avis pendant l'enlèvement des épidermes sans mésophylle, on observe souvent une ouverture excessive des stomates, qui n'a pas lieu *in vivo*.

HARTSUIJKER (22), p. 523, dans sa comparaison de la méthode de LLOYD avec celle du poromètre, prétend que les ouvertures des stomates d'épiderme avec mésophylle correspondent mieux aux observations porométriques et à l'état *in vivo* que les ouvertures des stomates d'épiderme sans mésophylle. Il indique que la méthode de LLOYD appliquée à des épidermes sans mésophylle ne convient pas aux objets étudiés par lui, c. à. d. aux *Pelargonium peltatum* et *Aster Tripolium*. Mais HARTSUIJKER n'a fait que comparer ses résultats avec la méthode porométrique indirecte. A notre avis, des mesures porométriques ne permettent pas la conclusion tirée par cet auteur.

ALEXANDROV et CHAKHNASHVILI (1) ont utilisé de très petits morceaux d'épidermes (2 mm²) avec très peu de mésophylle.

Mme SCHORN (48), p. 791, utilisa des coupes d'épiderme avec peu de mésophylle. Elle les préférait aux épidermes, obtenus sans mésophylle, parce que chez les objets étudiés par elle, ces coupes présentaient en certains endroits des stomates largement ouverts. Ces larges ouvertures ne correspondent pas, d'après Mme SCHORN, à l'état naturel, puisqu'elle ne les a jamais constatées lors de l'observation directe sur les feuilles intactes. Il n'y a que sur les épidermes où

les cellules annexes étaient blessées, qu'elle a pu observer des stomates si largement ouverts.

Cependant, nous n'avons jamais pu observer sur les épidermes sans mésophylle étudiés par nous à l'aide de la méthode de LLOYD, des stomates plus largement ouverts que ceux qui sont observés à l'aide des méthodes de comparaison. Dans le cas où au moyen des ces dernières méthodes, les stomates ont été trouvés fermés ou très peu ouverts, ils l'étaient également dans l'alcool.

Nous n'avons trouvé dans la littérature qu'une seule allusion au fait que dans le cas de coupes d'épiderme avec mésophylle, c'est ce dernier qui peut influencer le rétrécissement des ouvertures des stomates. C'est SOLOVSKY-IRTEL v. BRENNDOERF (52), p. 34, qui fait la remarque suivante: "l'épiderme s'est détaché avec le parenchyme, ce qui pouvait diminuer l'ouverture des stomates". Malheureusement, excepté cette remarque, on ne trouve chez elle rien d'autre à ce sujet.

Nous résumons: chez les espèces à épiderme facilement détachable, les ouvertures des stomates d'épiderme sans mésophylle étaient toujours plus larges que celles d'épidermes avec mésophylle et correspondaient mieux aux grandeurs d'ouvertures mesurées par les méthodes de comparaison.

Dans le tableau No. VIII, on trouve quelques exemples de mesures concernant l'état d'ouverture des stomates sur des morceaux d'épidermes préparés avec ou sans mésophylle dans l'alcool, comparées aux résultats des méthodes de contrôle.

Tandis que, dans les expériences se rapportant au tableau No. VIII, on s'est servi de feuilles ou coupes diverses, on a exécuté aussi les mesures sur la même région d'une seule feuille par 2 méthodes. Un morceau de feuille a d'abord été étudié à sec (à l'aide de l'illuminateur). Puis, on a exécuté dans cette même région une coupe tangentielle, qui contenait des plages aussi bien avec que sans mésophylle. Cette coupe était observée soit à sec, soit dans l'alcool. On a trouvé de nouveau que les ouvertures mesurées avec l'"Opak" correspondaient plus à celles des stomates dans l'alcool sur épidermes sans mésophylle qu'à celles avec mésophylle.

Quand on coupe avec le mésophylle l'épiderme du type détachable par arrachement, on se rapproche du cas de l'épiderme non

détachable, qu'on est obligé de couper toujours avec mésophylle. Cependant ici, le contact entre le mésophylle et l'épiderme est moins intime (quelquefois négligeable, p. ex. *Solanum nigrum*).

Pour établir si chez les épidermes coupés avec mésophylle, le rétrécissement des ouvertures (ou bien leur fermeture complète) a lieu au moment de l'exécution de la coupe, ou bien pendant la fixation, on a fait des préparations d'épidermes en partie avec mésophylle et en partie sans mésophylle, et on les a observées à sec, entre lame et lamelle. Chez *Medicago sativa*, la moyenne des largeurs des stomates observés à sec était 9.2μ pour épidermes avec mésophylle aussi bien que sans. Ce fait nous montre que chez cette espèce, ce n'est pas la coupe qui influence les ouvertures des stomates.*)

Après la mesure des épidermes à sec on a ajouté de l'alcool absolu à ces mêmes coupes, qui se trouvaient entre lame et lamelle et on a mesuré les stomates dans l'alcool. Les stomates des épidermes sans mésophylle se rétrécirent un peu dans l'alcool, (la moyenne de leur ouverture dans ce liquide était 7.9μ), mais la valeur de ces changements s'approche des erreurs d'observation et n'a pas, en général, d'importance pratique. Les stomates des épidermes avec mésophylle se rétrécirent, beaucoup plus au moment de la fixation dans l'alcool: la moyenne des ouvertures s'abaissa jusqu'à 2.7μ ! On a remarqué sur des coupes beaucoup de stomates à ouverture faible, et même quelques-uns fermés. Cet état d'ouverture ne correspond plus du tout à l'état naturel. Ces observations ont très nettement démontré: 1°/ que chez *Medicago sativa* et d'autres types de feuilles à épiderme non adhérent (dont certains exemples sont cités dans le tableau No VIII), la coupe de l'épiderme avec ou sans mésophylle ne change pas l'état naturel des stomates, puisque, avec les méthodes de comparaison appliquées à la feuille intacte (immersion, illuminateur "Opak"), on trouve les mêmes ouvertures qu'après la coupe, mais avant leur immersion dans l'alcool; 2°/ que c'est pendant la "fixation" que les stomates d'épidermes, coupés avec mésophylle, se rétrécissent considérablement. Leur degré d'ouverture, après la fixation, ne correspond plus du tout à l'état naturel. Les stomates d'épidermes préparés sans mésophylle, se rétrécissent également pendant la fixation, mais très peu.

*) On s'est assuré à l'aide des méthodes de comparaison appliquées à la même feuille que le degré d'ouverture à sec, soit avec, soit sans mésophylle, correspondait en effet à l'état naturel.

b) ORIGINE DES MOUVEMENTS STOMATIQUES DÉFAVORABLES A LA
MÉTHODE DE FIXATION.

Comme nos observations l'ont démontré, la méthode de LLOYD est applicable aux feuilles possédant un épiderme facilement détachable et en même temps des parois minces et peu cutinisées. Par contre, dans le cas des épidermes fortement adhérents au mésophylle et à parois épaisses et fortement cutinisées, les stomates exécutent des mouvements soit au moment de la coupe, soit pendant la fixation. Ces mouvements rendent impossible l'application de la méthode de LLOYD. Dans le troisième groupe (épiderme facilement détachable), les observations sont d'accord avec l'hypothèse de LLOYD: l'alcool déshydrate les membranes si rapidement que l'état d'ouverture des stomates persiste.

Pour les mouvements qui rendent la méthode de LLOYD inapplicable, il y a principalement trois facteurs qui doivent être considérés. Ce sont : 1°/ des variations de la turgescence *in vivo*, 2°/ des mouvements produits par des changements dans la tension des tissus, qui ont lieu également pendant la vie, et 3°/ les mouvements postmortels, produits par un mécanisme de rétrécissement ou gonflement des membranes stomatiques et épidermiques, que l'auteur a discuté déjà dans sa première publication (35).

Les variations de turgescence ne jouent pas de rôle si l'on travaille assez vite. Dans les coupes observées à sec, ces mouvements se manifestent comme réaction hydroactive de fermeture des stomates vivantes.

Il nous semble bien établi que le changement de la tension des tissus produit par la coupe joue un rôle essentiel dans l'état des stomates et il est probable que les mouvements qui se manifestaient dans le groupe Ib, c. à d. *Citrus*, *Ceratonia*, *Pittosporum* peuvent être attribués à ce changement.

LLOYD (28), p. 24, prétend, que l'enlèvement de l'épiderme provoque probablement un léger rétrécissement dans toutes les dimensions, mais il suppose que son effet sur les stomates est très petit, de sorte que les différences avant et après l'enlèvement sont négligeables. D'après lui, ce rétrécissement est temporaire et il le compare aux pressions sur un ballon de caoutchouc: si la pression est sup-

primée, le ballon reprend sa forme primitive. Comme on le sait, STALFELT est d'avis que tout enlèvement et toute coupure d'épiderme provoquent des changements dans l'appareil stomataire, puisqu'il existe un équilibre dynamique de tension entre les cellules épidermiques et le reste du tissu des feuilles, qui est troublé par ces opérations.

Des changements dans la tension existant entre les différentes cellules épidermiques se manifestent dans le fait, observé au cours de nos expériences, que les stomates de la périphérie des coupes sont parfois plus largement ouverts que ceux, situés au centre (*Eucalyptus*, *Ficus*).

LLOYD (28), p. 25, quoique n'ayant pas observé ce phénomène sur ses objets (*Fouquieria splendens* et *Verbena ciliata*), cite des observations de KOHL. Celui-ci fait à la méthode d'enlèvement de l'épiderme le reproche suivant: les stomates périphériques orientés parallèlement à la ligne suivant laquelle a été commencée la coupe de l'épiderme, sont plus ouverts que ceux situés loin de cette ligne ou que ceux situés sur le bord, mais orientés perpendiculairement à la coupe. Ces changements dans la forme de l'ouverture sont probablement la conséquence de la diminution de la pression dans la zone périphérique des coupes. En admettant cette critique de KOHL, il faut donc, selon LLOYD, accepter l'hypothèse d'une influence mécanique des cellules épidermiques voisines sur la forme des stomates.

Le fait que les cellules épidermiques influencent l'état d'ouverture des stomates *in vivo* est bien connu dans la littérature. HAGEN (18) a conclu dans son étude sur les feuilles persistantes que, dans certaines conditions, les cellules voisines des stomates influencent leur état d'ouverture. L'influence des cellules épidermiques sur le mouvement des stomates *in vivo* est également discutée par STRUGGER et WEBER (60) qui ont fait leurs observations sur le *Galium Mollugo*. Selon STALFELT (55), p. 291, le fait que les stomates sont plus largement ouverts sur le pourtour des coupes qu'à leur intérieur est à expliquer par le fait qu'on supprime une pression extérieure.

Quant à la fermeture des stomates pendant la fixation, on peut l'expliquer par plusieurs causes: 1°/ contraction inégale des couches différentes qui composent les parois stomatiques, 2°/ contraction inégale de l'épiderme par rapport au tissu du mésophylle, 3°/

différences dans la vitesse de fixation. La fixation par l'alcool sera d'autant plus lente que l'épiderme est rattaché dans la coupe à plus de mésophylle. Quand l'épiderme est lié dans la coupe à beaucoup de mésophylle, on comprend que la déshydratation lente cause ou bien des mouvements hydroactifs *in vivo*, ou bien une contraction des parois stomatiques *post mortem*, qui doit provoquer également un rétrécissement des stomates.

La mesure dans laquelle la structure spéciale des différentes cellules (stomates, épiderme, mésophylle) est responsable de l'effet complexe des mouvements stomatiques ne peut, naturellement, être décidée que par des études spéciales, qui dépassent les limites de nos recherches actuelles.

c) COURBURES DES COUPES ÉPIDERMiques.

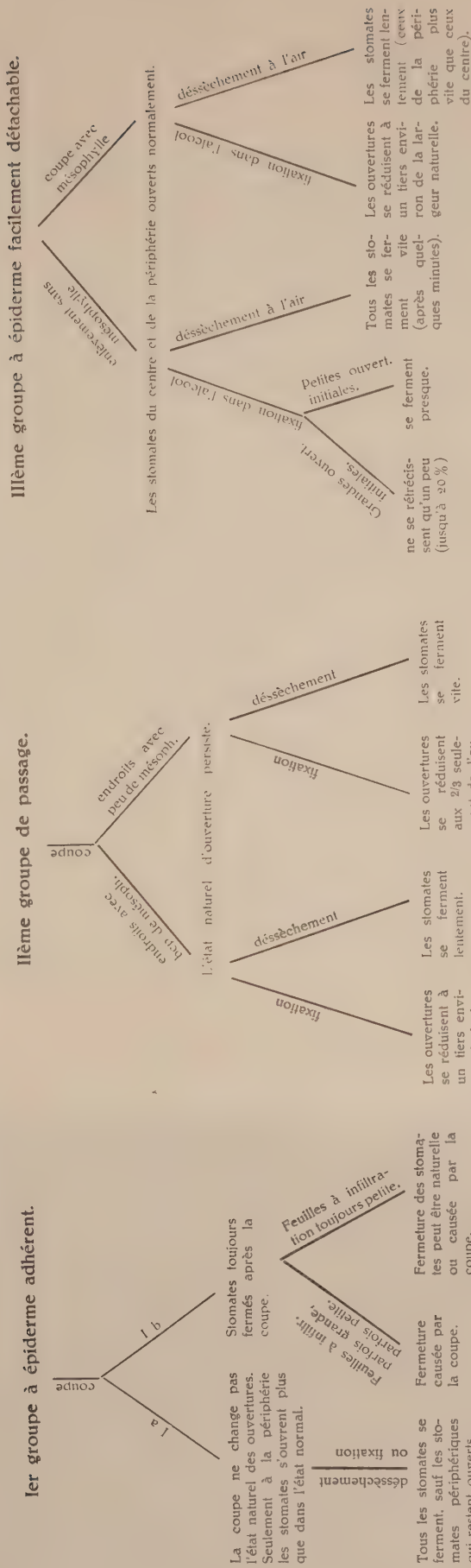
Nous jugeons opportun de relater ici nos observations au sujet des courbures qui ont été observées au cours de nos études sur la fixation des épidermes dans l'alcool, quoique n'entrant pas directement dans le sujet étudié.

Pendant la coupe et la fixation des épidermes (coupes tangentielles) on a observé des courbures qui ont lieu dans l'air et surtout dans l'alcool. Les épidermes d'une partie de nos objets de type à mésophylle non adhérent, coupés avec mésophylle ou bien enlevés sans mésophylle, se courbent déjà dans l'air; la courbure s'accroît dans l'alcool de telle façon que la face externe de l'épiderme forme la partie concave. Cette courbure est plus importante dans le cas des coupes d'épiderme sans mésophylle que dans celui des coupes d'épiderme avec mésophylle.

Pour les épidermes du type adhérent et pour quelques espèces à épiderme non adhérent (*Medicago sativa*, *Vinca rosea*, etc.) on a pu observer que les coupes se courbent dans l'air, et davantage encore et plus vite dans l'alcool, mais dans un sens opposé. En ce cas, la courbure de l'épiderme est convexe.

Le fait que les préparations d'épiderme peuvent se courber, est brièvement mentionné par LLOYD (28), p. 82. Il écrit: "Quand les morceaux d'épiderme sont placés dans l'alcool absolu, il faut noter qu'ils deviennent plus ou moins courbés. Ceci est probablement dû à

Représentation schématique du comportement des stomates d'après notre classification



la cuticule, qui empêche une action synchronique de l'agent fixateur sur toutes les parties du tissu. L'effet sur une seule cellule est faible et peut être négligé".

Comme LLOYD, nous sommes d'avis que les courbures elles-mêmes ont une influence négligeable sur l'état d'ouverture des stomates pendant la fixation. Ce n'est pas surprenant. Même quand le rayon de courbure est assez petit, la contraction (ou bien l'extension) relative des surfaces de l'épiderme est négligeable par rapport à sa longueur préalable, à cause de l'épaisseur relativement faible de l'épiderme lui-même. Cette considération s'applique naturellement aussi bien à l'état *post mortem* qu'à celui *in vivo*. Par analogie, LLOYD (28), p. 24, souligne, que les courbures des feuilles vivantes, qui sont observées au commencement de la fanaison, n'influencent pas la largeur des stomates.

La courbure convexe de la face externe de l'épiderme est l'expression d'une différence de contraction entre les parties extérieure et intérieure. Cette différence est causée par une déshydratation différente de ces deux parties pendant le dessèchement dans l'air ou bien l'immersion dans l'alcool. Les parties cutinisées extérieures se rétrécissant moins que les parois cellulosiques intérieures, les morceaux d'épidermes exécutent ces courbures convexes.

Comme on le sait par les publications de MARTENS (30, 31) et COMBES (7), l'extensibilité de la cutine est de beaucoup plus faible que celle de la cellulose. COMBES insiste aussi sur le fait que les membranes cutinisées ne se gonflent que très peu.

Il nous reste à essayer d'expliquer pourquoi, chez certains épidermes du type facilement détachable, ceux-ci exécutent des courbures concaves. Un des facteurs pourrait être l'arrachement lui-même. L'arrachement ne peut pas être aisément effectué sans une courbure de l'épiderme dans un tel sens que la partie cutinisée externe forme la partie concave, mais nous supposons que des courbures de ce genre ne sont annulées que partiellement par l'élasticité du tissu épidermique. FREY-WYSSLING (13) admet aussi que ces courbures élastiques ne s'annulent pas complètement après l'arrachement.

d) CONCLUSIONS.

Avec ces observations, nous terminons notre étude à propos de l'applicabilité de la méthode de LLOYD.

D'après nos comparaisons avec les autres méthodes, on a vu que celle de LLOYD est applicable à certaines plantes. LLOYD, en publiant sa méthode de fixation des épidermes à l'aide de l'alcool, n'a donné aucune vérification établissant d'une manière convaincante qu'elle fût toujours applicable. Comme OPPENHEIMER (38) l'a déjà mentionné, on retrouve chez LLOYD comme vérification unique la comparaison de mesures des stomates dans l'eau et dans l'alcool absolu. Dans ses tableaux, p. 26, 27, on voit réellement les ouvertures dans l'eau et dans l'alcool présenter les mêmes grandeurs. Mais comment saurait-on accepter que les mesures dans l'eau montrent l'état naturel *in vivo*?

C'est un fait bien connu par SCHWENDENER (50), HARTSUIJKER (22), Mme SCHORN (48) et autres, que l'eau ne préserve pas l'état naturel des grandeurs d'ouverture des stomates; nous avons également pu nous en rendre compte nous-mêmes sur nos objets. LLOYD lui-même cite l'exemple de *Verbena ciliata*, où l'eau ne conserve pas l'état naturel des stomates, mais en provoque l'ouverture.

Nous croyons que ce n'est que par la comparaison des résultats obtenus avec la méthode de fixation de LLOYD aux observations directes (et indirectes), que nous avons prouvé d'une façon incontestable que cette méthode est applicable seulement à certaines plantes (feuilles à épidermes non adhérents) et pas à d'autres. On voit donc que les paroles de RENNER (46) "la méthode de LLOYD est aussi utile que dangereuse" sont justes.

Par ces méthodes de comparaison, nous avons également démontré, que les coupes d'épiderme sans mésophylle conviennent mieux pour la fixation dans l'alcool que celles avec mésophylle.

III. MODIFICATION DE LA METHODE DE FIXATION.

a) ALCOOL à 96°.

Il nous a paru intéressant de rechercher s'il y a d'autres liquides capables d'être substitués à l'alcool absolu pour la fixation des stomates.

Il est connu qu'en général, l'alcool produit une contraction des tissus végétaux délicats. Il nous paraissait important de vérifier, s'il y a des différences dans l'action de l'alcool absolu et celui à 96°. Comme on le sait, LLOYD (28) prétend que l'usage de ce dernier ne causerait qu'une fixation incomplète des stomates et fausserait, par conséquent, les résultats de la méthode. Nous avons donc essayé l'action de l'alcool à 96° sur quelques-uns de nos objets qui, d'après nos observations, se prêtent bien à l'application de la méthode de LLOYD. On a obtenu des résultats satisfaisants avec des morceaux d'épiderme sans mésophylle de *Vinca rosea* et *Solanum nigrum*, en les plongeant dans une quantité d'alcool à 96° plus grande que celle, dont on se sert d'habitude avec l'alcool à 100°. Toutefois, dans le cas de *Plantago Lagopus* et *Chenopodium murale*, les ouvertures des stomates se rétrécissaient beaucoup plus que dans le cas de l'alcool absolu.

Quand on effectue des coupes d'épiderme avec du mésophylle que l'on trempe ensuite dans une quantité relativement petite d'alcool à 96°, l'eau, sortant de ces tissus, dilue l'alcool d'une façon considérable, de sorte que, dans certains cas, la déshydratation peut être trop lente pour conserver l'état naturel des stomates. Le même fait peut se produire, si l'on immerge une quantité relativement grande de coupes dans une quantité relativement petite d'alcool absolu.

TAGEEVA (61) a utilisé avec succès l'alcool à 96° pour fixer les stomates de variétés de blé.

LLOYD (28), p. 28, a constaté que l'on n'obtient pas le même degré d'ouverture des stomates en plongeant dans l'alcool des feuilles entières ou des morceaux de feuilles, au lieu de morceaux d'épidermes. Dans le premier cas, selon lui, la quantité d'eau contenue dans les tissus des feuilles dilue l'alcool absolu jusqu'au degré où il devient

déjà inefficace. Par conséquent, les stomates se rétrécissent ou même se ferment. Il importe donc en général, de ne pas trop diluer l'alcool par l'eau des objets plongés, tandis qu'il semble permis, au moins dans le cas des deux espèces mentionnées plus haut, de se servir de l'alcool à 96°.

b) FIXATEURS CYTOLOGIQUES.

Dans un article, publié en 1935 (35), l'auteur a essayé de remplacer l'alcool comme fixateur des stomates de *Citrus*, *Solanum tuberosum*, etc., par d'autres liquides plus propres à ce but. Les seules expériences publiées avant et connues de nous, dans lesquelles des liquides autres que l'alcool absolu ont été employés pour la fixation des stomates sont celles de SHREVE (49). Elle se servit d'un mélange d'acide picrique, généralement connu comme fixateur, et d'huile de cèdre, qui éclaircit les tissus. On doit toutefois remarquer que l'auteur elle-même considère cette invention comme tout à fait empirique et de valeur encore douteuse. Elle ne la compare qu'avec la méthode de LLOYD.

Nous avons étendu ensuite ses recherches, en utilisant les fixateurs suivants:

LISTE DES LIQUIDES EMPLOYÉS EN VUE DE LA FIXATION DES MEMBRANES

1) *Acide acétique pur*

2) *Mélange de Carnoy* a et b: a) alcool, 3 parties; acide acétique pur, 1 partie; b) alcool, 6 parties; acide acétique pur, 1 partie; chloroforme, 3 parties.

3) *Formaldéhyde 4%* (c. à. d. 1 partie formol de commerce (40%) et 9 parties d'eau).

4) *Mélange de Boveri*: acide acétique pur et acide picrique. cf. SCHNEIDER et ZIMMERMANN (47), p. 65. (Jenaische Ztsch. f. Naturwiss. 21, 1887).

eau saturée avec acide picrique	100 parties
eau	200 parties
acide acétique pur	3 parties

5) *Acide chromique-acétique* (d'après STRASBURGER) cf. SCHNEIDER et ZIMMERMANN (47), p. 64.

Acide chromique	0,7 gr.
Acide acétique	0,5 cm ³
Eau	100 cm ³

- 6) *Acide chromique-acétique d'après CHAMBERLAIN* (d'après "Methods in Plant Histology", Chicago 1905) cf. SCHNEIDER et ZIMMERMANN (47), p. 64.
- | | |
|--------------------|---------------------|
| Acide chromique | 1 gr. |
| Acide acétique pur | 1 cm ³ |
| Eau | 100 cm ³ |
- 7) *Acide chromique-acétique d'après RAWLINS* (1933, Phytopathological and botanical Research Methods, New York)
- | | |
|-----------------|-------|
| Acide chromique | 0,3 % |
| Acide acétique | 1,5 % |
- 8) *Mélange de Kaiser*
- | | |
|--------------------|---------|
| Sublimé | 10 gr. |
| Acide acétique pur | 3 gr. |
| Eau | 300 gr. |
- 9) *Acide picrique-osmique-acétique pur* (d'après RATH) cf. SCHNEIDER et ZIMMERMANN (47), p. 67.
- | | |
|---------------------------------|---------------------|
| Eau saturée avec acide picrique | 100 cm ³ |
| 2% acide osmique | 6 cm ³ |
| Acide acétique pur | 1 cm ³ |
- 10) *Solution de formaldéhyde d'après RAWLINS*
- | | |
|--------|-----------|
| Alcool | 2 parties |
| Formol | 1 partie |

On a pu constater, qu'aucun de ces fixateurs n'a conservé l'état naturel d'ouverture. Une fermeture a toujours eu lieu. Pendant que toutes les autres méthodes de comparaison utilisées par nous montraient les stomates ouverts, ceux-ci étaient toujours fermés dans les fixateurs énumérés ci-dessus. On voit donc que tous ces fixateurs, dont la majorité est connue comme de bons fixateurs du protoplasma ne conviennent pas pour fixer les membranes. Le mécanisme de la fixation du protoplasma est tout à fait différent de celui de la membrane.

c) DIOXANE ET ACÉTONE.

Étant donné que la fixation des membranes dépend tout d'abord de la vitesse et du degré de la déshydratation, on a cherché encore d'autres liquides à propriétés fortement déshydratantes. Les liquides qu'on a appliqués avec succès ont été l'acétone et le dioxane.

Dans toutes nos observations avec l'acétone, son action était semblable à celle de l'alcool. Comme on le voit d'après le tableau No. IX, l'acétone fixe presque l'état naturel, en causant un peu moins de

rétrécissement que l'alcool. Mais ces différences se trouvaient en général proches des limites d'erreurs. Toutefois, l'observation dans l'acétone est très difficile à cause de son évaporation très rapide.

Encouragée par le Dr. F. BERGMANN de l'Institut de Recherches Chimiques Daniel Sieff, à Rehovot, nous avons essayé le dioxane. C'est un liquide incolore, qui bout à $101,2-101,4^{\circ}$. Sa densité à $17,5^{\circ}$ est $d = 1,0380$. Il se mélange facilement avec l'eau et avec l'alcool. Le dioxane, par la déshydratation rapide qu'il provoque, conserve l'ouverture des stomates aussi bien que l'alcool. Son effet est plus régulier que celui de l'alcool, puisqu'il n'agit pas si brusquement. Dans le dioxane, on ne voit presque pas de stomates déplacés, (une cellule empiétant sur l'autre) comme c'est le cas dans l'alcool. Les ouvertures y ont une forme plus symétrique. En outre, dans le cas de petites ouvertures, dont nous citons quelques exemples dans le tableau No. IX (*Vinca rosea*, *Medicago sativa* et *Brassica oleracea*), l'état d'ouverture dans le dioxane correspond mieux à l'observation dans la paraffine (état naturel) que celui dans l'alcool.

L'observation dans le dioxane est beaucoup plus nette, puisque son indice de réfraction est plus grand que celui de l'alcool. L'indice de réfraction du dioxane à $16,8^{\circ}$ est $n = 1,42$, celui de l'alcool à 16° est $n = 1,36$. Le dioxane s'évapore comme l'eau, ce qui le rend beaucoup plus agréable et plus commode que l'alcool absolu pour l'observation microscopique.

L'action fixatrice du dioxane a aussi été utilisée avec succès sur des coupes tangentielles et transversales de feuilles avant leur coloration au Soudan III, Rouge de ruthénium et autres colorants, dont on s'est servi pour l'analyse histo-chimique des stomates. Ces coupes, fixées par le dioxane, s'étaient beaucoup moins ridées et leur observation était plus commode que dans le cas de fixation par l'alcool. La fixation de coupes de ce genre par le dioxane est donc, dans beaucoup de cas, à préférer à celle par l'alcool.

Le tableau No. IX ci-dessous montre les grandeurs des ouvertures stomatiques dans le dioxane et dans l'acétone, comparées à celles dans l'alcool et pendant l'observation *in vivo* dans la paraffine. D'après ce tableau, on voit que dans le dioxane et dans l'acétone aussi bien que dans l'alcool, les ouvertures des stomates des épidermes sans mésophylle sont plus larges que celles des épidermes avec mésophylle. Ce sont aussi les ouvertures des stomates d'épiderme sans mésophylle

qui correspondent le mieux à l'état naturel (indiqué dans ce tableau No. IX par l'observation dans la paraffine à l'aide de l'objectif à immersion).

TABLEAU No. IX

Moyenne d'ouverture des stomates d'épiderme avec et sans mésophylle dans l'alcool, le dioxane et l'acétone, et *in vivo* dans la paraffine.

Espèce	Moy. d'ouv. des stomates dans l'alcool		Moy. d'ouv. des stomates dans le dioxane		Moy. d'ouv. des stomates dans l'acétone		Moyenne d'ouverture des stomates observés à l'aide d'immersion dans la paraffine
	Epiderme ss. mésoph.	Epiderme avec més.	Epiderme ss. més.	Epiderme avec més.	Epiderme ss. més.	Epiderme avec més.	
	en μ	en μ	en μ	en μ	en μ	en μ	
<i>Solanum nigrum</i>	4.4	2.8	4.5	3.6	5.1	3.8	6.0 état d'ouverture irrégulier
<i>Vinca rosea</i>	5.3	1.2	5.7	1.9	5.3	0.5	6.1
"	1.0 fentes	fentes, fermés	2.1	1.7	2.3	1.5	2.6
<i>Medicago sativa</i>	5.6	0.6 fentes	6.5	1.2	5.3	3.5	6.6
"	0.9 fentes	fentes, fermés	1.9	0.7	2.2	1.2	2.1
<i>Plantago Lagopus</i>	5.5	2.0	5.7	2.1	2.2		5.8
<i>Brassica oleracea</i>	fentes, fermés	fentes, fermés	1.8	1.3 fentes	2.1	1.2	2.8
<i>Dodonaea viscosa</i> *)	2.6	2.0	2.2	2.0	2.1	1.9	2.6
" *)	4.8	2.9	4.6	2.5	5.2	2.1	5.4

*) Dans le cas de *Dodonaea viscosa*, les stomates des épidermes, présentés dans les colonnes „sans mésophylle” avaient quelquefois très peu de mésophylle; ceux, présentés dans les colonnes „avec mésophylle” en avaient beaucoup plus.

D'après ce qui précède, on a trouvé que l'acétone et le dioxane ont la même action sur la fixation des stomates que l'alcool. Ces deux liquides, aussi bien que l'alcool, ne provoquent que peu de changement dans l'état d'ouverture des stomates.

IV. MOUVEMENTS DE GONFLEMENT POSTMORTELS.

L'auteur a démontré dans sa communication (35) qu'il existe chez *Citrus sinensis* et *Solanum tuberosum* des mouvements postmorteels des stomates, produits par le gonflement ou le rétrécissement inégal des couches composant leurs membranes. Elle a déduit de ses expériences qu'il n'y a pas pour les membranes comme pour le protoplasma une fixation *sensu stricto*: les stomates conservent donc après le traitement avec des liquides déshydratants, leur capacité d'ouverture et de fermeture. Si on les transfère dans des liquides qui modifient le degré de gonflement des substances membranaires, il arrive souvent qu'ils modifient leurs ouvertures stomatiques. Une fixation des stomates n'existe donc que d'une façon relative: l'appareil stomataire, arrivé une fois à un équilibre de gonflement dans un milieu liquide donné, ne changera pas le degré de son ouverture, pourvu qu'il ne soit pas transféré dans un autre liquide qui influence dans un sens différent le degré de gonflement des membranes.

Dans le même article, nous avons établi que des auteurs compétents n'admettaient jamais l'existence d'une véritable fixation des membranes végétales.

STEINBRINCK (59) a discuté ce problème. Il a traité les membranes par l'alcool, le chloroforme, la paraffine et le baume de Canada et a conclu, qu'il n'existe pas de fixateur capable d'annihiler le pouvoir de gonflement et de rétrécissement des membranes végétales. De même FISCHER (11) insiste sur l'idée qu'il n'existe pas une fixation de la cellulose. LLOYD (28) aussi, p. 26, a mentionné le cas où les stomates de l'Agave, fixés dans l'alcool, se sont déformés après avoir été transférés dans l'huile d'oeillette.

Après s'être assuré qu'on peut "conserver" l'état l'ouverture de certains types de stomates par l'emploi de liquides déshydratants comme le dioxane ou l'acétone, on a examiné si cet état persistait après l'application de liquides produisant un gonflement des substances membraneuses. Ces recherches nécessitaient tout d'abord des études préliminaires sur l'influence de liquides à appliquer sur les membranes épidermiques.

Pour évaluer la valeur du gonflement des stomates sous l'influence de liquides différents, au point de vue de leur capacité

de faire gonfler des matières colloïdales, on s'est servi de la méthode optique. On l'a appliquée à des épidermes dans l'alcool, l'acétone, le dioxane, en se basant sur les relations bien connues qui existent entre les propriétés optiques et physico-chimiques des membranes des cellules.

FREY (12) a démontré qu'un petit degré de gonflement (dans l'alcool et l'air) correspond à une forte double réfraction et d'autre part, qu'un grand degré de gonflement (dans l'eau) correspond à une faible double réfraction. Si dans un des trois liquides cités (alcool, acétone, dioxane), les membranes possèdent une double réfraction élevée, ils y ont par conséquent un petit degré de gonflement et vice versa.

Dans un premier article (35), nous avons démontré que la valeur de la double réfraction des membranes stomatiques est plus grande dans l'alcool que dans le xylol et le benzol. Après avoir entrepris des expériences avec l'acétone et le dioxane, on s'est demandé si les membranes stomatiques étudiées par nous possèdent dans ces derniers liquides une valeur de double réfraction semblable à celle de l'alcool. On a donc mesuré dans ces trois liquides la double réfraction des membranes stomatiques sur les coupes tangentielles ainsi que sur les coupes transversales des feuilles.

On a mesuré la double réfraction sur des préparations d'épiderme sans mésophylle ayant presque une même épaisseur, en observant les différents morceaux dans l'alcool, l'acétone et le dioxane. Ensuite, on a exécuté les mêmes opérations sur des coupes transversales de même épaisseur, obtenues à l'aide du microtome à congélation.

On a ensuite transféré ces différentes coupes de l'alcool, de l'acétone et du dioxane au xylol, et quelquefois aussi au benzol, pour mesurer leur double réfraction dans ces liquides.

De plus, on a observé la double réfraction de coupes d'épiderme (tangentielles et transversales) immergées directement dans le xylol ou dans le benzol.

Ces mesures ont montré que : 1° la double réfraction dans l'alcool, l'acétone et le dioxane est presque la même, 2° les stomates des mêmes endroits marqués sur les membranes de *Plantago Lagopus*, *Solanum nigrum*, *Medicago sativa*, *Vinca rosea*, *Albersia Blitum*,

Brassica oleracea et autres, possèdent une double réfraction plus grande dans ces trois liquides que dans le xylol. Dans le cas où l'on a utilisé le benzol au lieu du xylol, on a obtenu les mêmes résultats. La valeur de la double réfraction dans l'alcool, l'acétone et le dioxane se trouvait comprise entre 150 et 200 μ . La double réfraction dans le xylol aussi bien que dans le benzol se trouvait comprise entre 100 et 150 μ . On a donc pu établir que le gonflement des membranes des stomates dans l'alcool, l'acétone et le dioxane est plus petit que dans le xylol et le benzol.

Après s'être convaincu par ces expériences que le xylol et le benzol font gonfler les membranes épidermiques, déshydratées précédemment par d'autres liquides, on a procédé à des expériences concernant les mouvements stomatiques causés par le xylol et le benzol.

On a appliqué le xylol, et parfois le benzol (dont l'action avait été étudiée par nous auparavant — (35) —) aux stomates "fixés" par un des trois liquides mentionnés plus haut. Dans ces expériences, les épidermes des feuilles de *Vinca rosea*, *Beta vulgaris*, *Solanum nigrum*, *Pisum sativum* et autres, étaient les sujets étudiés (voir tableau No. X):

TABLEAU No. X.
Action du xylol sur les stomates fixés par l'alcool.

Es p è c e	Largeur moyenne d'ouverture des stomates dans l'alcool	Largeur moyenne d'ouverture des stomates dans le xylol
<i>Vinca rosea</i>	7.3 μ	la plupart fermés; quelques-uns ouverts de 1 μ
<i>Solanum nigrum</i>	8.3 μ	3.1 μ
"	5.6 μ	fermés ou 1 μ
<i>Beta vulgaris</i>	3.4 μ	fermés
<i>Pisum sativum</i>	4.5 μ	fermés
<i>Citrus sinensis</i>	fermés	4.2 μ

Ce tableau No. X démontre, que les stomates des 4 plantes à membranes stomatiques tendres et peu cutinisées, citées en premier lieu, se ferment dans le xylol s'ils étaient auparavant ouverts dans l'alcool, tandis que les stomates de la feuille persistante de l'oranger, à épiderme épais et fortement cutinisé, s'ouvrent dans le xylol s'ils étaient fermés dans l'alcool. Nous avons déjà démontré (35) qu'il existe chez les stomates étudiés par nous ces deux types de comportements envers les deux liquides mentionnés. D'après nos nouvelles observations, on peut soupçonner que la réaction des stomates de la pomme de terre, étudiés en 1935, qui se ferment dans le xylol, soit typique pour les stomates foliaires des plantes basses examinées par nous.

On a trouvé pour ces espèces que le dioxane et l'acétone provoquaient toujours les mêmes réactions que l'alcool. Les stomates, fermés dans l'alcool, le dioxane ou l'acétone, sont restés fermés dans le xylol.

Il nous paraît important de citer ici quelques observations sur l'intensité de ces mouvements post mortem et le temps nécessaire pour les provoquer.

Dans le cas de grandes ouvertures, par exemple chez *Solanum nigrum*, le xylol n'a pas toujours provoqué une fermeture complète, mais une diminution de l'ouverture (de $83\ \mu$ à $3.1\ \mu$ par exemple).

Le temps nécessaire au xylol pour fermer des stomates "fixés" précédemment par l'un des trois fixateurs (alcool, acétone, dioxane) est variable. Nous avons pu remarquer que ce temps dépend entre autres du temps pendant lequel l'épiderme s'est trouvé dans le liquide fixatif. Plus le temps d'immersion de l'épiderme dans le fixateur est long, plus il faut relativement de temps au xylol pour fermer les stomates. Ainsi par exemple, il fallait 5 heures au xylol pour rétrécir de 40% les stomates d'épiderme de *Solanum nigrum*, ayant séjourné pendant trois heures dans l'alcool ; il fallait 24 heures pour rétrécir de ce même degré environ des stomates de la même plante, ayant séjourné pendant 36 heures dans l'alcool.

Le temps nécessaire au xylol pour fermer les stomates, variait aussi selon les espèces. Après des séjours de même durée dans le fixateur, il fallait par exemple plus de temps au xylol pour fermer

les stomates (4μ) de *Vinca rosea* que pour fermer ceux de *Beta vulgaris* qui sont de mêmes dimensions.

Du reste, l'action de ce liquide se manifeste aussi macroscopiquement, car les épidermes, raides dans un des fixatifs (alcool, dioxane, acétone), deviennent souples et détendus dans le xylol. En outre, les épidermes sans mésophylle deviennent souvent très transparents, ce qui gêne beaucoup l'observation microscopique.

On a plongé les épidermes dans le xylol aussitôt après la coupe. On a établi ensuite que les stomates de *Chenopodium murale*, *Solanum nigrum* et autres, plongés *in vivo* dans le xylol, se fermaient toujours, même quand ils étaient ouverts *in vivo*.

En appliquant dans certains cas le benzol, on a constaté qu'il exerce une influence semblable au xylol. Chez quelques-uns de nos objets, le xylol et le benzol ont eu la même action que l'eau qui, dans la majorité des cas, provoque une fermeture des stomates.

Nous résumons: un même liquide, malgré son influence spécifique, c. à. d. le degré de gonflement qu'il confère aux membranes en général, peut donc exercer un effet différent et même opposé, selon l'anatomie et la constitution chimique des stomates. Un même degré de gonflement chez un type de stomate (distingué au point de vue anatomique et chimique) peut être, dans un cas, associé à une fermeture complète, dans un autre cas à un rétrécissement, dans un troisième cas à un mouvement d'ouverture.

Les causes de ces mouvements postmortels et leurs effets différents selon les types des stomates, peuvent être étudiés à la fois de deux points de vue, comme nous l'avons fait dans notre première publication (35): 1°/ du point de vue physico-chimique (la matière des stomates, c. à. d. leurs couches celluloses et cutinisées, douées d'une capacité différente de gonflement), 2°/ du point de vue histologique-anatomique (construction mécanique des membranes stomatiques).

V. HISTOCHIMIE ET ANATOMIE DES STOMATES ETUDIÉS.

Il est évident que la structure mécanique et chimique des cellules stomatiques et épidermiques doit servir de base à l'explication des mouvements stomatiques, surtout dans l'état post mortem. Comme nous l'avons déjà mentionné, il serait nécessaire de connaître exactement tous les facteurs spécifiques, entre autres l'épaisseur différente des membranes, la capacité de gonflement variée et les propriétés élastiques différentes des couches cutinisées, cellulosiques, etc. qui jouent un rôle dans ces mouvements. Une telle étude dépasserait les limites de ce travail. Nous nous sommes bornés jusqu'ici à déterminer quelque peu la structure des membranes épidermiques chez nos objets.

SCHWENDENER (50) souligne l'importance pour les mouvements *in vivo* des parties épaisses et minces (charnières) des membranes stomatiques. L'amplitude des mouvements stomatiques est plus grande dans le cas des stomates à membranes peu cutinisées et lumen large que dans le cas de membrane cutinisée et épaisse et à lumen étroit. Il est probable que, pour les mouvements postmortels également, ces parties jouent un rôle primordial. C'est pourquoi nous avons essayé d'observer certains détails de la construction des stomates et de l'épiderme. Nous l'avons fait, premièrement par la méthode polarimétrique, deuxièmement par l'observation de la fluorescence différente de la cutine et de la cellulose, et enfin par les analyses histo-chimiques.

I. A l'aide de la double réfraction différente de la cellulose et de la cutine, on a pu distinguer très nettement la localisation de ces deux éléments dans les membranes épidermiques et stomatiques. La double réfraction, observée uniquement à l'aide de nicols croisés, nous montre seulement des différences d'éclairement dans les différentes parties du sujet étudié. (Une photo, No. 7 de *Dodonaea viscosa* est reproduite sur tableau No. IV).

D'autre part, en se servant, en plus de nicols croisés, d'une plaque de gypse, les divers degrés de la double réfraction deviennent plus nettement visibles par les différentes couleurs d'interférence.

Selon les épaisseurs des coupes transversales et pour les mêmes substances observées, on obtient aussi des couleurs différentes d'interférence. D'après le passage plus ou moins brusque d'une couleur à une autre on peut déduire qu'il y a passage plus ou moins brusque d'une matière à une autre. Ainsi, pour *Albersia Blitum* (épaisseur de la coupe 10 μ), on a pu constater un passage très brusque du bleu au rougeâtre. Cela nous démontre que le passage de la cutine à la cellulose dans les membranes épidermiques de cette espèce est assez brusque. Dans d'autres cas, par exemple chez *Solanum nigrum*, il n'y a pas de différences aussi accentuées; le passage était beaucoup plus gradué.

II. La deuxième méthode utilisée pour rendre visible la localisation de la cutine et de la cellulose est celle de la fluorescence. On s'est basé sur les observations de HAITINGER et LINSBAUER (1935, p. 389 et 1933, p. 436) qui mentionnent, que les membranes incrustées de cutine ont une fluorescence propre (primaire) beaucoup plus vive que les membranes cellulosiques. Selon les indications de HAITINGER (19), p. 3313, nous avons observé dans l'eau, la glycérine, le formol et l'alcool des coupes tangentielles d'épidermes, ainsi que des coupes transversales.

Par la fluorescence propre, nous avons pu distinguer sur les coupes transversales les couches cutinisées qui, pour la plupart des plantes, avaient une couleur bleue très brillante, déterminée d'après le code de "Color Standard and Color Nomenclature, Robert RIDGWAY (1912) Washington" par VIII f (Pallid Methyl Blue), tandis que la cellulose avait une couleur beaucoup plus mate, plutôt bleu-gris, déterminée par le même code de couleur par VIII d (Pale Cerulea Blue). On a trouvé ces couleurs chez *Solanum tuberosum*, *Solanum nigrum*, *Medicago sativa*, *Portulaca oleracea*, *Calendula officinalis* et autres.

Par exception, des épidermes de quelques espèces ont montré dans l'eau et dans la glycérine des couleurs différentes: la cutine, une couleur rouge brillant I b (Peach red) pour *Rosa* sp. et I f (Shrimp Pink) pour *Dodonaea viscosa*, tandis que la cellulose avait une fluorescence rose de I f (Shrimp Pink). Chez *Plantago Lagopus*, la couche cutinisée était rouge clair (f I Shrimp Pink), la cellulose bleu-gris. D'après des observations de HAITINGER (19) les membranes épidermiques auraient en général une fluorescence propre bleu-gris.

On a aussi observé ces coupes d'épiderme en les colorant par les fluorochromes. Imitant HAITINGER et LINSBAUER (20), p. 439, on s'est servi de la Thioflavin-S dans une concentration de 1 : 10,000, qui nous a permis de voir les membranes brillantes verdâtres; la cutine était beaucoup plus brillante que la cellulose.

D'après HAITINGER, la Primuline — jaune, à la concentration 1 : 10,000, est aussi capable de faire apparaître nettement les membranes cellulaires. Par ce fluorochrome, les membranes épidermiques sont douées d'une fluorescence de couleur bleu-blanchâtre, la cutine étant beaucoup plus brillante que la cellulose.

A l'aide de la fluorescence on peut bien reconnaître sur les coupes tangentiellles une cutinisation accentuée autour des ouvertures des stomates, qu'on retrouve nettement sur les "cornes" extérieures correspondantes des coupes transversales.

Pour la localisation de la cutine, on a, en général, obtenu à l'aide des méthodes de la fluorescence, des résultats analogues à ceux obtenus par l'application de la méthode polarimétrique (double réfraction).

Nous avons exécuté des photographies des coupes dans la lumière de fluorescence. L'une d'elle (*Albersia Blitum*, photo No. 8) est reproduite dans ce travail.

III. Pour l'analyse histochimique de la cellulose et de la cutine, on s'est servi de la réaction connue du chlorure de zinc iodé, qui colore la cellulose en violet et la cutine en brun. En outre, on s'est servi de l'iodure de potassium, combiné avec l'acide sulfurique, qui colorent la cellulose en bleu. Pour la cutine, on a utilisé également le Soudan III, qui la colore en rouge.

Dans la majorité des cas, en ce qui concerne la localisation de la cellulose et de la cutine, la méthode histochimique a donné des résultats correspondants à ceux des autres méthodes. Toutefois, dans certains cas, la structure épidermique n'était pas aussi nettement visible quand on appliquait les réactifs histochimiques, que lorsqu'on se servait de la méthode de la fluorescence ou bien de la polarimétrie. Ces deux dernières méthodes ont presque toujours donné des résultats concordants.

Dans le cas de *Rosa* sp., on peut mieux constater par la fluorescence que par la coloration au Soudan III, qu'il existe une sorte de cuticule interne très mince. L'existence d'une telle cuticule interne est discutée par ARZT (3).

Chez *Solanum tuberosum*, sur coupes transversales, les "cornes" extérieures cutinisées des stomates sont mieux distinguées par leur fluorescence brillante bleu-grise que par la teinture avec le Soudan III.

Nous avons constaté, que ces trois méthodes sus-mentionnées sont, en principe, applicables aux investigations de la structure épidermique des feuilles.

IV. Par des études anatomiques, on s'est convaincu que notre classification des feuilles selon l'adhérence de l'épiderme au mésophylle concorde avec des caractères structuraux des stomates. Dans le groupe à épiderme adhérent dont nous représentons comme exemple *Ficus nitida* (Fig. No. 1) et *Eucalyptus rostrata* (Fig. No. 2), on trouve des membranes épaisses et fortement cutinisées. Les lumens des cellules de fermeture sont très étroits. La construction de l'appareil stomataire chez *Eucalyptus* ressemble à celle du *Melaleuca acerosa* étudiée par Joh. MENZ, citée par HABERLANDT (17) et de *Pistacia Lentiscus*, étudiée par v. GUTTENBERG (16). On y trouve une antichambre extérieure conique bien développée.

Les stomates de *Ficus nitida*, ressemblant à ceux des *Stackhousia spathulata* et *Cyrilla racemiflora*, étudiés par REHFOUS (45), ont une construction très compliquée. On y trouve une antichambre extérieure à bords très prononcés, une chambre sous-stomatique bien développée et une toute petite chambre médiane. Par le fait qu'il y a deux couches épidermiques, la construction de stomates s'approche du *Celastrus europaeus* (REHFOUS).

Comme exemples du type à épiderme non adhérent, nous représentons les stomates des *Solanum nigrum*, *Calendula officinalis* et *Plantago Lagopus* (Fig. 3—5). On y trouve dans les cellules annexes des membranes minces et peu cutinisées. Les stomates aussi ont des membranes relativement minces, peu cutinisées et des lumens bien développés. Il y a beaucoup d'exemples de ce type de stomates dans la littérature, p. ex. chez SCHWENDENER (50).

TYPES DE STOMATES DU GROUPE A EPIDERMIS ADHERENT

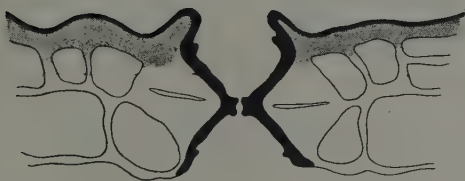


Fig. 1. Coupe transversale d'épiderme de *Ficus nitida*
(Gross. 800 fois)

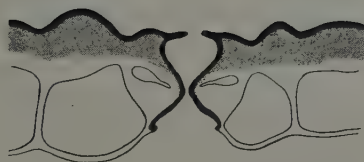


Fig. 2. Coupe transversale d'épiderme d'*Eucalyptus rostrata*
(Gross. 720 fois)

TYPES DE STOMATES DU GROUPE A EPIDERME FACILEMENT DETACHABLE

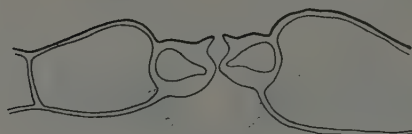


Fig. 3. Coupe transversale de stomate de *Solanum nigrum*. (Gross. 1200 fois)



Fig. 4. Coupe transversale de stomate de *Calendula officinalis*. (Gross. 690 fois)



Fig. 5. Coupe transversale de stomate de *Plantago Lagopus*. (Gross. 1150 fois)

TYPES DES STOMATES DU GROUPE DE PASSAGE



Fig. 6. Coupe transversale d'épiderme de *Rosa* "Dorothy Perkins". (Gross. 775 fois)



Fig. 7. Coupe transversale d'épiderme de *Dodonaea viscosa*. (Gross. 875 fois)

Les Fig. No. 6 et 7 représentant les stomates de *Rosa* "Dorothy Perkins" et *Dodonaea viscosa*, forment, comme on le voit, des types intermédiaires au point de vue anatomique entre les deux groupes précédents: les cellules épidermiques possèdent des membranes extérieures assez épaisses, alors que les membranes intérieures sont plutôt minces. Les membranes stomatiques sont moins épaisses que celles du groupe à épiderme adhérent, mais plus épaisses que celles du groupe à épiderme non adhérent. Le développement des lumens et des couches cutinisées présente aussi des caractères intermédiaires.

Nous sommes convaincus que ces modalités structurales jouent un rôle dans les diverses réactions post mortem des appareils stomataires sous l'influence des différents liquides, mais il nous semble prématuré d'entrer dans une discussion détaillée de ces relations, vu l'état actuel de nos études.

RÉSUMÉ.

Dans cet article, on a décrit des expériences qui avaient pour but d'établir les limites d'application de la méthode de mesure des stomates par la fixation à l'alcool (méthode de LLOYD). On a comparé cette méthode à d'autres: 1°/ observation à sec des coupes tangentielles d'épidermes, 2°/ observation directe des feuilles à l'aide d'un illuminateur "Opak", 3°/ observation à l'aide d'un objectif à immersion plongé dans l'huile de paraffine, 4°/ dans certains cas, on a utilisé de plus la méthode d'infiltration des liquides d'après MOLISCH et STEIN.

On a appliqué la méthode de LLOYD aux feuilles de 19 espèces. Ces observations ont conduit à la classification suivante des feuilles: 1°/ épidermes fortement adhérents au mésophylle, 2°/ feuilles à épidermes peu adhérents et détachables avec difficulté, 3°/ feuilles à épidermes facilement détachables par arrachement.

On a établi que la méthode de LLOYD ne peut être appliquée avec quelque succès qu'à ce dernier groupe.

Chez les plantes du 3ème groupe, on a mesuré les stomates sur des coupes tangentielles avec et sans mésophylle. On a pu constater

que l'état naturel persiste approximativement dans l'alcool pour les morceaux d'épidermes sans mésophylle. Les coupes d'épidermes avec mésophylle montrent un degré d'ouverture moindre que *in vivo*.

On a constaté que l'alcool peut être remplacé par le dioxane ou l'acétone pour fixer les stomates.

On a étudié les mouvements postmortels des stomates, causés par l'action de certains liquides, ce qui a conduit à examiner la structure anatomique et histo-chimique des stomates et spécialement la localisation de la cutine et de la cellulose. Dans ce but, on a appliqué les méthodes suivantes: 1°/ polarisation, 2°/ fluorescence et 3°/ histo-chimique, en utilisant le Soudan III et le chlorure de zinc iodé. Toutes ces méthodes donnaient des résultats identiques.

* * *

L'auteur exprime ici ses remerciements au Dr. H. R. OPPENHEIMER sous la direction duquel ce travail a été exécuté. Elle lui est reconnaissante pour ses indications concernant le mode d'exécution des expériences. Ses conseils dans la rédaction du manuscrit lui ont donné une aide inappréciable.

L'auteur adresse également ses remerciements au Dr. E. HERLINGER et au Dr. Y. HIRSCHBERG de l'Institut Daniel Sieff à Rehovot, chez lesquels les observations de la polarisation et de la fluorescence ont été exécutées.

Les discussions avec le Dr. LINN ont contribué beaucoup à éclaircir le problème des courbures des épidermes.

Pour la mise au point du texte, nous exprimons notre gratitude à l'Ing. Agr. MOUKHWAS.

BIBLIOGRAPHIE.

- 1) ALEXANDROV, V. G. and CHAKHNASHVILI, N. D. (1930). On the conditions of the stomata on the leaves of Kakhetian grape-vines, during the development and maturation of the grapes. (Material for the knowledge of the peculiarities observed in the principal Kakhetian varieties). *"Bulletin of Applied Botany, Genetics and Plant-Breeding"*. 24, No. 1, 301—318, Leningrad.
- 2) ARTSIKHOVSKAIA, N. V., (1932). Izoutchenie razvitiia ustitchnago apparata metodom jelatinykh otpetchatkov. (Study of stomatal development by use of gelatin imprints). *Botanicheski Journal SSSR (Journ. Bot. U.R.S.S.)* 17 (2) 154—157.
- 3) ARZT, Th., (1933). Untersuchungen ueber das Vorkommen einer Kutikula in den Blättern dikotyler Pflanzen. *Ber. d. bot. Ges.*, 51, 470—500.
- 4) BACHMANN, F. (1922). Studien ueber Dickenänderungen von Laubblättern. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 61, 372—429.
- 5) BOGDARINA, A. A. (1935). A study of burns on fruit trees resulting from the application of mineral oil emulsion sprays. (Russe avec résumé anglais). *Bulletin of Plant Protection IIIème sér.* (4).
- 6) BUSCAGLIONI, L., e POLLACCI, G. (1901—1902). Ulteriori ricerche sull' applicazione delle pellicole di collodio allo studio di alcuni processi fisiologici delle piante ed in particular modo della traspirazione vegetale. *Atti R. Inst. Bot. Pavia*, 2, ser. 7.
- 7) COMBES, R. (1937). La vie de la cellule végétale. 3ème partie: L'enveloppe de la matière vivante. Paris, Armand Collin.
- 8) DARWIN, F. and PERTZ, D. F. M. (1911). On a new method of estimating the aperture of stomata. *Proc. Roy. Soc. London*, 84 B, 136—154.
- 9) DIETRICH, M. (1926). Die Transpiration der Schatten- und Sonnenpflanzen in ihren Beziehungen zum Standort. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 65, 98—194.
- 10) EBERDT, O. (1889). Die Transpiration der Pflanzen und ihre Abhängigkeit von äusseren Bedingungen. Marburg.
- 11) FISCHER, Hugo. (1926). Weiteres ueber Kolloide. *Ber. d. bot. Ges.* 44, 208—212.
- 12) FREY, A. (1928). Ueber die Intermicellar-Räume der Zellmembranen. *Ber. d. bot. Ges.* 46, 444—455.
- 13) FREY-WISSLING, A. (1935). Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen. Berlin (Springer).
- 14) GRAFE, V. (1913). Gas- und Wasserbewegung in der Pflanze. (Transpiration, Spaltöffnungsmechanismus, Wurzeldruck). *Handbuch der biochemischen Arbeitsmethoden* (Abderhalden) 831—893.

- 15) GREGORY, F. G. and PEARSE, H. L. (1934). The resistance porometer and its application to the study of stomatal movements. *Proc. Roy. Soc. (London)* B 114 (790), 477—493.
- 16) v. GUTTENBERG, H. (1907). Anatomisch-physiologische Untersuchungen ueber das immergruene Laubblatt der Mediterranflora. *Englers bot. Jahrb.* 38, 383—444.
- 17) HABERLANDT, G. (1929). Physiologische Pflanzenanatomie. 6ème éd. Leipzig (Engelmann).
- 18) HAGEN, F. (1916). Zur Physiologie des Spaltoeffnungsapparates. *Beitr. allg. Bot.* 1, H. 2.
- 19) HAITINGER, M. (1934). Die Methoden der Fluoreszenzmikroskopie. *Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden*, Abt. II, *Physikalische Methoden*, 3, (5), 3307—3337.
- 20) HAITINGER, M. and LINSBAUER, L. (1933). Die Grundlagen der Fluoreszenzmikroskopie und ihre Anwendung in der Botanik. *Beih. bot. Centralbl.* 50, Abt. I., 432—444.
- 21) HAMORAK, N. and LUBYSKYJ, M. (1930). Das Horizontal-Porometer *Planta* 9.
- 22) HARTSUIJKER, K. (1935). Kritische Bemerkungen ueber einige der wichtigsten Methoden zur Ermittlung des Oeffnungszustandes der Spaltoeffnungen. *Trav. bot. néerlandais*, 32, 516—542.
- 23) HUBER, B. (1928). Zur Physik der Spaltoeffnungstranspiration. *Ber. d. bot. Ges.* 46, 610—625.
- 24) KNIGHT, R. C. (1917). On the use of the porometer in stomatal investigation. *Ann. Bot.*, 30, 57—76.
- 25) KNIGHT, R. C. (1917). The interrelations of stomatal apertures, leaf water content and transpiration rate. *Ann. Bot.*, 31, 221—240.
- 26) KOHL, F. G. (1886). Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe. Braunschweig.
- 27) LEICK, E. (1927). Ein neues Universal-Doppel-Porometer. *Ber. d. bot. Ges.* 45, 43—59.
- 28) LLOYD, F. E. (1908). The physiology of stomata. *Carnegie Inst. Washington Publ.* 82, 1—142.
- 29) LOFTFIELD, J. V. (1921). The behaviour of stomata. *Carnegie Inst. Washington Pub.* 314, 1—104.
- 30) MARTENS, P. (1933). Recherches sur la cuticule. II: Dépouillement cuticulaire spontané sur les pétales de "Tradescantia". *Bull. Soc. R. de Bot. de Belgique*. 66, 58—64.
- 31) MARTENS, P. (1934). Recherches sur la cuticule. IV: Le relief cuticulaire et la différenciation épidermique des organes floraux. *La cellule* 43, 289—320.
- 32) MAXIMOV, N. A. (1929) The plant in relation to water. London. VIème chapitre. (The stomatal apparatus of the plant): 170—194.

- 33) MOLISCH, H. (1912). Das Offen- und Geschlossensein der Spaltoeffnungen, veranschaulicht durch eine neue Methode (Infiltrationsmethode). *Zeitschr. f. Bot.* 4, 106—122.
- 34) MOLOTKOVSKI, G. Kh. (1934). Jelatinovye kamery k porometru (Chambres gelatineuses pour poromètres). *Compt. Rend. Acad. Sci. U.R.S.S. nouv. sér.* 2, 48—51.
- 35) NADEL, M. (1935). On the influence of various liquid fixatives on stomatal behaviour. *Pal. Journ. of Bot. and Hort. Sci.* Vol. I, No. I, 22—42.
- 36) NIUS, E. (1931). Untersuchungen ueber den Einfluss des Interzellularvolumens und der Oeffnungsweite der Stomata auf die Luftwegigkeit der Laubblaetter. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 74.
- 37) OPPENHEIM, J. D. (1926). Researches on the changes in the opening of stomata which occur in different species of Citrus. *Agric. Records* No. 1 of the P. Z. E. Inst. of Agric. and Nat. Hist. Tel-Aviv, 9—30.
- 38) OPPENHEIMER, H. R. (1935). Critical remarks on the value of Lloyd's alcohol fixation method for measuring stomatal aperture. *Pal. Journ. of Bot. and Hort. Sci.* Vol. I, No. I, 42—47.
- 39) OPPENHEIMER, H. R. and MENDEL, K. (1934). Some experiments on water relations of Citrus trees. Reprinted from "Hadar" 7, Nos. 2, 3, 6.
- 40) OPPENHEIMER, H. R. and MENDEL, K. (1938). On Orange Leaf Transpiration under Orchard Conditions. A Bioclimatic Study. *Pal. Journ. of Bot.* This series Vol. II, No. 2.
- 41) PAETZ, K. W. (1930). Untersuchungen ueber die Zusammenhaenge zwischen stomataerer Oeffnungsweite und bekannten Intensitaeten bestimmter Spektralbezirke. *Planta* 10.
- 42) PISEK, A. (1935). Zur Beobachtung des Oeffnungszustandes der Spalten am lebenden Blatt. *Ber. d. Bot. Ges.* 53, 624—629.
- 43) PISEK, A. und CARTELLIERI, E. (1931). Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes der Pflanzen. I. Sonnenpflanzen. *Jahrb. wiss. Bot.* 75, 195—251.
- 44) RADULESCU, E. (1933). Beitrage zur Kenntnis der Feldresistenz des Weizens gegen *Puccinia glumarum tritici*. *Planta* 20, 244—286.
- 45) REHFOUS, L. (1917). Etude sur les stomates. *Diss. Genève* (Imprimerie Jent)
- 46) RENNER, O. (1910). Beitrage zur Physik der Transpiration. *Flora* 100.
- 47) SCHNEIDER, H. und ZIMMERMANN, A. (1922). Die botanische Mikrotechnik. Jena. (Gustav Fischer).
- 48) SCHORN, M. (1930). Untersuchungen ueber die Verwendbarkeit der Alkoholfixierungs- und Infiltrationsmethode zur Messung von Spaltoeffnungsweiten. *Jahrb. wiss. Bot.* 71, 783—840.
- 49) SHREVE, E. (1914). The daily march of transpiration in a desert perennial. *Carnegie Inst. Washington Publ.* 194, 1—64.
- 50) SCHWENDENER, S. (1881). Ueber Bau und Mechanik der Spaltoeffnungen. *Monatsber. k. Akad. d. Wiss. Berlin*, 833—867.

- 51) SIERP, H. (1933). Untersuchungen ueber die Oeffnungsbewegungen der Stomata in verschiedenen Spektralbezirken. *Flora N. F.* 28.
- 52) SOLOVSKI, IRTEL v. BRENNDOERF. (1934). L'élément induit et l'élément autonome dans le rythme des mouvements du stomate chez *Impatiens Sultani* Hooker. *Diss. Genève*.
- 53) STAHL, E. (1894). Einige Versuche ueber Transpiration und Assimilation. *Bot. Zeit.* 52, 117—146.
- 54) STALFELT, J. et JOHANSSON, N. (1928). Die stomataere Beeinflussung der Kohlensaureassimilation der Fichte. *Skogshoegskolans Festskrift* (Stockholm).
- 55) STALFELT, J. (1929). Die Abhaengigkeit der Spaltoeffnungsreaktionen von der Wasserbilanz. *Planta* 8, 287—340.
- 56) STALFELT, J. (1929). Neuere Methoden zur Ermittlung des Oeffnungszustandes der Stomata. *Handb. biol. Arbeitsmeth.*, Abt. XI.
- 57) STALFELT, J. (1932). Der stomataere Regulator in der pflanzlichen Transpiration. *Planta* 17, 22—85.
- 58) STEIN, E. (1912). Bemerkungen zu der Arbeit von Molisch: Das Offen- und Geschlossensein der Spaltoeffnungen veranschaulicht durch eine neue Methode. *Ber. d. bot. Ges.* 30, 66—68.
- 59) STEINBRINCK, C. (1900). Zur Terminologie der Volumenaenderungen pflanzlicher Gewebe und organischer Substanzen bei wechselndem Feuchtigkeitsgehalt. *Ber. d. bot. Ges.* 18, 217 etc.
- 60) STRUGGER, S. and WEBER, F. (1926). Zur Physiologie der Stomata-Nebenzellen. *Ber. d. Bot. Ges.* 44, 272—278.
- 61) TAGEEVA, S. V. (1935). On the Physiological Influence of Spray Irrigation during the Day Time. *Jour. of exper. Agron. of the All-Union Inst. of Grain Farming*. Narkomzem of U.S.S.R. 5, 24—45.
- 62) WEBER, F. (1923). Zur Physiologie der Spaltoeffnungsbewegungen. *Oesterr. bot. Zeitschr.* 72, 43—57.

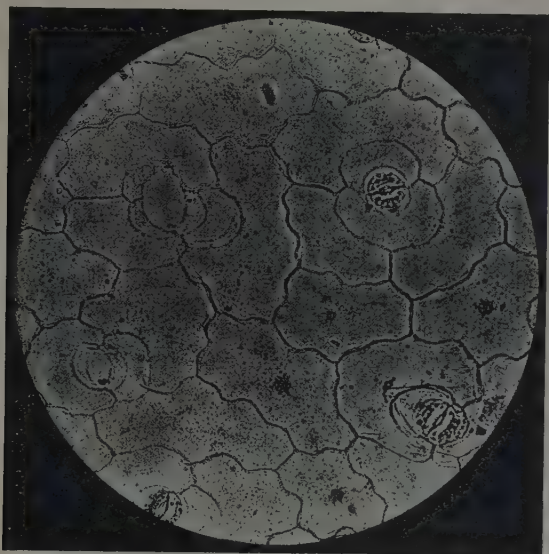


Photo No. 1. Epiderme de *Portulaca oleracea*. (Gross. 165 fois)

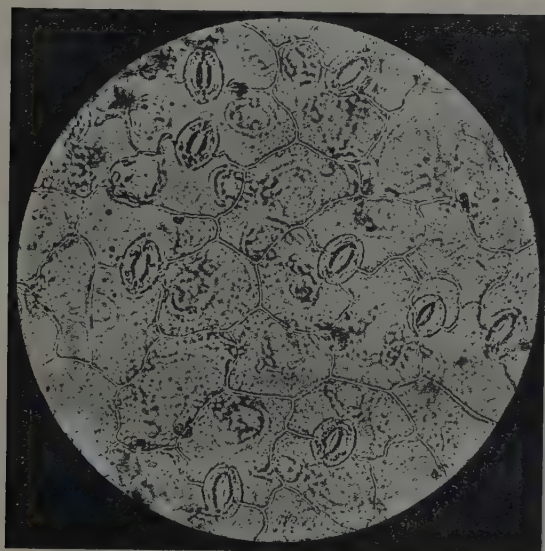


Photo No. 2. Epiderme de *Plantago Lagopus*. (Gross. 460 fois)

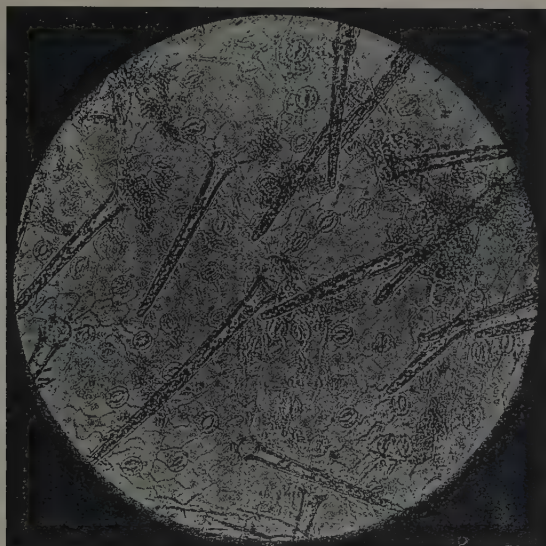


Photo No. 3. Epiderme de *Vinca rosea*. (Gross. 145 fois)



Photo No. 4. Epiderme de *Rosa* "Dorothy Perkins". (Gross 500 fois)

MINA NADEL — SUR LA MESURE DE L'OUVERTURE
DES STOMATES

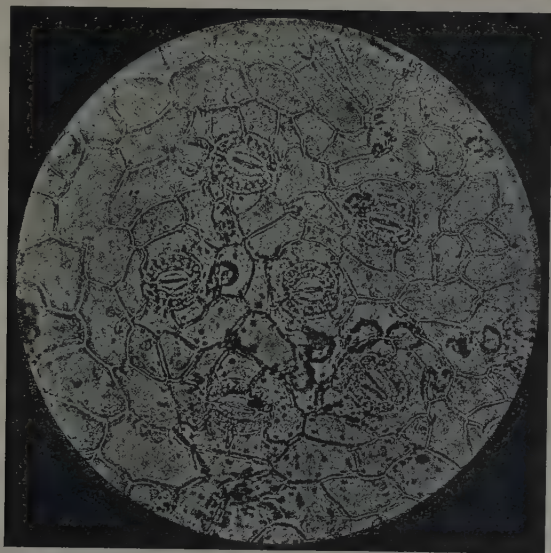


Photo No. 5. Epiderme de *Dodonaea viscosa*. (Gross. 400 fois)



Photo No. 6. Epiderme d'*Eucalyptus rostrata*. (Gross. 205 fois)



Photo No. 7. Epiderme de *Dodonaea viscosa*. (Gross. 320 fois)
(faite dans le microscope polarisant).

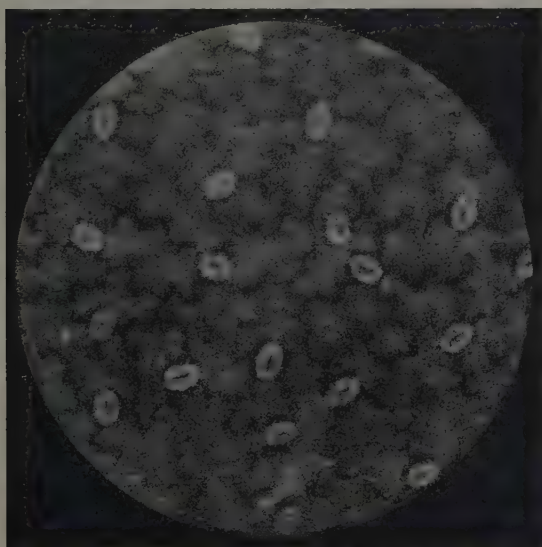


Photo No. 8. Epiderme d'*Albersia Blitum*. (Gross. 270 fois)
(faite dans le microscope à fluorescence).

CITRUS ROOTS: THEIR ANATOMY, OSMOTIC PRESSURE AND PERIODICITY OF GROWTH

By K. F. COSSMANN

(Div. of Hort. Physiol. and Genet. J.A.P. Agr. Res. Station, Rehovot)

A. INTRODUCTION

The present study has been prompted by the contradicting statements found in the literature on the subject of root hairs of the genus *Citrus*. PENZIG (1877) found these hairs to be present and drew them, and more recently GIRTON (1927) studied them in detail. On the other hand COIT (1920) and J. D. OPPENHEIM (1932) altogether deny the existence of root hairs on *Citrus* roots.

On reviewing the subject a renewed investigation of the root anatomy of the genus *Citrus* appeared desirable, in view of the fact that—besides the above-mentioned, somewhat out-of-date anatomical studies by PENZIG (26)—no further anatomical investigations of *Citrus* roots have been made. The root structure of the genus *Citrus* has occasionally been mentioned in the researches of ERIKSON (4) and HOLLE (9); however, these casual and incomplete observations cannot take the place of a renewed investigation of citrus roots. In addition, PENZIG is concerned with the root structure of *Citrus Limonia* Osb. only, while ERIKSON and HOLLE only treat *Citrus Aurantium* L.

We have endeavoured to investigate as many varieties of *Citrus* as possible, and to discover whether conclusions as to the physiological behaviour of the trees might be drawn from differences in their root anatomy, especially with regard to their physiological sheaths.

B. MATERIAL AND METHODS

The material for the whole of the present study has been taken from 6—8 year old budded stocks. Unbudded stocks were also studied for the sake of

comparison. All roots used in anatomical investigations were collected during a period of active root growth in the middle of October. As regards the remaining investigations, the date of collection of the material used has been stated in each case. The trees studied grow on very light, uniform soil. Skeleton as well as fibrous roots have been used. Unless stated otherwise they have been taken from a depth of 20—40 cm.

The roots were fixed in Bouin-Allen's solution for 24 hours, and were preserved in a 3% solution of formaldehyde. Material embedded in paraffin was used for microtome sections. The average thickness of sections was about 12—15 μ . Part of the embedded material could not be cut into sufficiently thin sections as the tissues were very brittle and were crushed, while the central cylinder burst under the pressure of the knife. KISSER (12) suggests that in these cases the bloc should be covered with a solution of shellac after every section in order to prevent the crushing of the section; this method, however, did not yield satisfactory results as the shellac was slow to dry and could not be entirely redissolved even by alcohol. We therefore adopted the following procedure: Liquid paraffin, solidifying rapidly, was applied by means of a warmed spatula after every section. In this way the defects previously mentioned could be avoided. The sections were then affixed to the slides and treated in the usual manner. By this method we obtained perfect, thin sections. Hand sections were also made for the purpose of preliminary information.

Part of the sections was then stained as follows: After treatment with Eau de Javelle the sections were submerged for about ten minutes in Kernschwarz (a reagent staining nuclei black) to stain the cellulose. They were then washed very briefly with water and transferred to methylene blue for 1—2 minutes. After briefly differentiating the now strongly overcoloured section by means of acidulated alcohol the wood appears deep blue while the cellulose lamella is stained a clear grey. To stain the suberin the sections were then transferred to Sudan III; after about 30 minutes the sections were dipped into 60% alcohol for a few seconds, and were then transferred to water (crystals tend to form if the section is transferred from Sudan III straight into water). The water is renewed several times to prevent any alcohol that may have persisted, from extracting the Sudan colouring matter. The sections are mounted in glycerine gelatine after KISSER (12). This staining is marked by its clearness and durability, and, if carried out with due care, by its reliability.

In the case of sections not required to be very durable the exceedingly fine and reliable Yellow-Glycerine (Dimethyl-amido-azo-benzol) — Double-Staining after PLAUT (27) is to be highly recommended for wood and cork. In our experience the staining lasted for about 3—4 weeks.

All colour reactions were verified microchemically: wood reactions by means of phloroglucine and hydrochloric acid and by aniline sulphate; suberized membranes by means of the "Potassium Reaction" (after MORISCH (20) pp. 343—344). Besides Kernschwarz, chloriodide of zinc as well as iodine + sulphuric acid were used to test for cellulose.

Volatile oils were determined by fat staining reagents. It should, however, be emphasized that this microchemical determination is not altogether exact, and that according to MOLISCH [(20) (p. 165)] an exact method of determination is not yet available.

C. THE ANATOMY OF CITRUS ROOTS

The following varieties and strains have been investigated:

<i>Citrus Limetta</i> Risso (?)	Sweet Lime
<i>Citrus Limonia</i> Osb.	a) Rough Lemon
" " "	b) Sour Lemon
<i>Citrus medica</i> L.	Citron
<i>Citrus sinensis</i> Osb.	a) Sweet Orange "Baladi"
" " "	b) Sweet Orange "Shamouti"
<i>Citrus Aurantium</i> L.	Sour Orange
<i>Citrus paradisi</i> Macf.	Grapefruit "Duncan"
<i>Citrus maxima</i> Merrill	Shaddock "Goliath"

We shall first describe what the above mentioned varieties have in common in the anatomy of their roots. Generally speaking, the structure of their roots closely agrees with that of other well investigated dicotyledonous plants, although certain differences are of course apparent.

I. The structure of the root in its primary stage.

(1) The Root-Cap.

The root-cap, found in all the above mentioned varieties, in its outmost layers clearly shows worn-off cells. In vigorously growing roots the cap is strongly developed. It is interesting to note that the outer cell layers of the calyptra have strongly thickened walls and thus give the impression of collenchymatous tissue. (Fig. 1). According to the literature available to us on the subject only SCHWENDENER has hitherto observed such collenchymatous thickening of the root-cap in the case of *Brassica oleracea*. We have studied these thickenings of the walls with regard to their microchemical behaviour and came to the conclusion that lignin and cork may right away be excluded. The orcin-hydrochloric acid test gave equally negative results, while ruthenium red was strongly absorbed by the walls after treatment with Eau de Javel. Following the latter staining process, a tender middle lamella which absorbed the reagent more strongly than the rest, could also be discerned. Ruthenium red is a reagent for

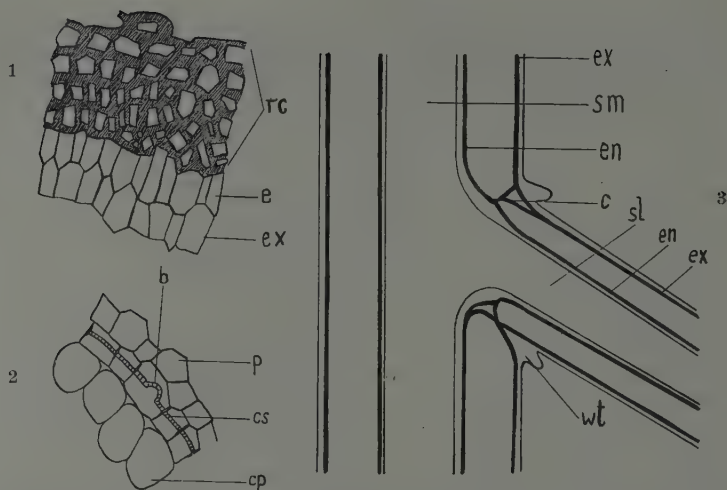


Fig. 1. Transverse section through the root cap, with epiblast and exodermis beginning to differentiate.

rc = root cap; e = epiblast; ex = exodermis.

Fig. 2. Transverse section through the endodermis showing the Casparian strip with its ruptures bridged by ligaments. (Compare page 73).

b = ruptures bridged by ligaments; p = pericycle; cs = Casparian strip; cp = cortex parenchyma.

Fig. 3. Scheme of longitudinal section through lateral root where it penetrates cortex of main root. (Compare page 74).

ex = exodermis; sm = stele of main root; sl = stele of lateral root; c = junctions of physiological sheaths; wt = wound tissue.

pectins or rubber containing pectose and mucilages, as well as for pectins combined with cellulose. But as the walls also responded to cellulose reagents such as iodine and zinc chloride etc. the problem of their chemical composition cannot yet be considered as solved; we may however assume with reasonable certainty that a cellulose-like compound takes part in their composition.

(2) The Primary Meristem.

The primary meristem of *Citrus* roots has previously been investigated by REINKE (29) and, as stated above, by HOLLE (9), and ERIKSON (4). There is no need to discuss their work here in detail; but we should like to note briefly that HOLLE classes *Citrus Aurantium*,

which he studied, with what REINKE calls the *Helianthus*-type. This type, REINKE, and after him HOLLE, meant to cover all those roots of dicotyledonous plants in the meristem of which the initial cells of periblem and plerome, as well as the dermacalyptrogen, may clearly be distinguished. But ERIKSON, in a later study, classes Citrus with a group (including also *Vicia Faba*, *Ficus elastica* etc.) in which no such initial cells and no dermacalyptrogen are discernible. PENZIG (26) could confirm these statements by ERIKSON, and so can we to-day. In none of the varieties we studied initial cells or dermacalyptrogen were clearly defined in the median longitudinal section from the inner meristematic and root-cap tissue respectively. The tissues originally merge into each other without any definite delimitation.

Yet HANSTEIN's division of the primary meristem is fully realised in the case of Citrus. Except in their initial stages dermatogen, periblem and plerome are clearly defined from each other. The dermatogen cells are elongated radially. They divide tangentially only. The periblem consists of isodiametric cells while the plerome is composed of cylindrical cells.

(3) *The Piliferous Layer (Epiblema).*

The piliferous layer is the epidermis of the young root. Root hairs will later be treated in detail. In most of the cases we studied, the piliferous layer was but one cell thick. Here and there, especially where the roots had been injured, it was found to be two or more cell-layers thick. KROEMER (14) observed the piliferous layer of some plants to be covered by a homogeneous layer of mucilage, which nowhere penetrates the radial walls; this was observed in the case of Citrus roots, too. According to the staining reactions, the thickness of this mucilaginous layer is 1.5μ or sometimes more.

The cells of the piliferous layer have the shape of radially elongated bricks. Their walls respond to the tests for lignin at a relatively young stage. Testing them with phloroglucin and hydrochloric acid we clearly observed the lignified lamellae to be deposited from within as secondary thickening layers. The primary lamella permanently remains unlignified. Pitting of the cell-walls was not observed. The cells of the piliferous layer are $40-50\mu$ in length, and $20-30\mu$ in width. The cell-walls are about $2.5-3\mu$ thick; they are, however, not always uniformly thick on all sides. We occasionally

observed that no secondary thickening layer was deposited on the outer tangential wall. This wall, then, remains very thin, unligified and covered by the previously mentioned layer of mucilage only. The difference is particularly striking after the transition from the primary to the secondary stage, when thickening lamellae have already been deposited on the other walls.

Originally full of dense, coarsely granular protoplasm, the cells have in later stages only their walls lined by finely granular protoplasm, while their vacuole is frequently filled with an ill-defined brown liquid, probably containing tannins.

At the time when the xylem body of the central cylinder develops more strongly and more intensive growth in width takes place, the piliferous layer degenerates and sloughs off in the course of development. Frequently, however, root-hairs are still present at this stage.

(4) *The Exodermis.*

Next to the piliferous layer and closely fitting to it there is a layer of cells called the *exodermis*, which, in accordance with KROEMER, may also be termed *intercutis* and for which further synonyms are *hypodermis* and *subepidermis*.

In all the varieties of Citrus studied, the exodermis always was but one cell thick. Only where mechanical dislocations have taken place (e. g. where a lateral root has pushed out) or where the plant has been injured, the exodermis could be observed to consist of two or more rows of cells formed by secondary growth. After injury to, or penetration of, the exodermis, the plant thus regenerates a complete layer of suberized cells.

The cells of the exodermis fit without intercellular spaces to the piliferous layer on their outside and to a parenchymatous tissue within. The outer tangential walls of the exodermal cells are *ligified*, and similarly lignin is at first being deposited in the lamellae of the radial walls. The inner tangential wall, however, is suberized. But suberin lamellae are also very soon deposited on the radial walls so that their ligneous character becomes entirely concealed. The outer tangential cell wall being $3.3-4\mu$ thick, is much thicker than the radial and the inner tangential walls which are only $1.3-2.0\mu$ thick. While the radial walls of exodermal cells of many other dicotyledo-

nous plants are undulating, in the case of Citrus they have the shape of an elongated S. The exodermis of Citrus root has no Casparian strips. They are shaped somewhat like tetragonal prisms with 1 or 2 pyramids attached to their ends (plate VI. fig. 1). The radial length of the cells is in the neighbourhood of 30μ , their width about 15μ . The cell walls are lined by a very delicate lining of protoplasm, while the vacuole—as in the case of cells of the piliferous layer—contains frequently an ill-determined dark liquid containing probably tannins. The exodermis is worn off together with the primary cortex.

Investigators have not devoted as much attention to the efficacy of the exodermis as physiological sheath as to that of the endodermis. The isolating effect of suberin lamellae may certainly be determined more easily with the exodermis than with the endodermis, where the specific functions of the Casparian strip and the suberin lamellae are not yet understood exactly.

That the exodermis also affords excellent protection to the plant, follows from the findings of v. ALTEN (1) who states that fungal hyphae can penetrate into the interior of roots only by way of unsubsized passage cells. We should therefore like to emphasize here that entirely unsubsized passage cells have only very rarely been observed in Citrus.

(5) *The Cortex Parenchyma.*

The outmost cell rows of cortex parenchyma (sometimes only one row) fit to the exodermis and to each other without any intercellular spaces. These cells are usually smaller and relatively rich in protoplasm.

The remaining parenchyma forms a loose tissue with many intercellular spaces (which in transverse section appear triangular in shape) and with cells of varying size. The cells are cylindrical in shape being elongated in the direction of the root axis. The delicate cell walls consist of cellulose and are weakly and irregularly pitted. Crystals of calcium oxalate, starch grains, and often also droplets of volatile oils, are always to be found among the cell contents.

URSPRUNG and BLUM (35) are inclined to regard the parenchyma of the primary root cortex as storing not so much reserve food, but *water*. Our observation that even in winter the cortex paren-

chyma of the resting root contains often but little starch and other inclusions, would agree well with the opinion of these authors.

With the commencement of secondary growth in thickness the cortex parenchyma sloughs off together with the piliferous layer and the exodermis. The cell walls of the cortex parenchyma sometimes respond to lignin tests at this stage.

(6) *The Endodermis.*

The endodermis is the second physiological sheath of the root. (We have seen that the exodermis as a continuous mantle of suberized cells constitutes the first physiological sheath). The endodermis of the roots of dicotyledonous plants has repeatedly been studied but its problems cannot be said to have been solved entirely.

The endodermis always consists of a single layer of cells only. In transverse section the cells are found to be elongated tangentially. In radial longitudinal section the cells of the endodermis are seen to be of small diameter and to be elongated in the direction of the root axis. Here, as well as in transverse section, it may be seen that the cells are not all arranged in one row, but that sometimes one or more cells have shifted slightly outwards. However, the row of endodermal cells is always continuous and uninterrupted.

The primary cell walls are very thin and consist of cellulose. Sooner or later secondary suberin lamellae are then deposited on the primary lamella. In all the varieties studied suberization starts from the cells opposite the phloem. Seen in transverse section it then proceeds more or less rapidly towards both sides and is often only concluded with the complete development of the secondary xylem body. At first therefore several, or often only one, of the endodermal cells opposite the primary bundles of xylem (as seen in transverse section) always remain unsuberized and serve as passage cells.

These passage cells, arranged like the suberized cells (i. e. not exactly in one row) are also somewhat different in shape. In transverse section they appear almost square, and they are considerably richer in protoplasmic contents.

In general the suberin lamella is uniformly deposited on all walls of the endodermal cells. Sometimes, however, the outer tangential wall of some individual or even of all endodermal cells was found to be less strongly suberized. No tertiary thickening layers are

deposited on the relatively thin secondary suberin lamellae. The suberized endodermis corresponds to the type of KROEMER'S (14) secondary endodermis, to HABERLANDT'S (6) type III and MAGER'S (17) type II.

The wall of endodermal cells is not pitted. The plasmatic cell contents are strongly developed and persist for a long time. In the course of the further differentiation of tissues the endodermis, too, is being worn off and is replaced by phellogen.

In Citrus we found radial divisions of the endodermal cells to take place, although in small numbers, in the primary stage. In the secondary stage no divisions take place. We could, however, observe that in rare cases cells of the pericycle became suberized and were interpolated into the endodermis mantle. Apart from some doubtful cases, reinforcing walls were not observed in cells of the endodermis. On the other hand we almost regularly found ruptures of the suberin lamellae, probably in consequence of strong stretching during secondary growth in width.

MAGER (17) who has made numerous investigations on the primary root cortex of many kinds of plants, found the primary endodermis to be capable of radial as well as tangential division. The Casparian strip duly appears in the newly formed radial walls. If tangential division takes place, only one of the resulting cells has the Casparian strip. But MAGER also observed that endodermal cells only divide in cases where they suberize late or not at all. The suberized endodermis, therefore, is incapable of division in the secondary stage of growth. Thus, if the extensibility of the cells is taxed considerably during growth in width of the root, the suberin lamella, because of its low elasticity, according to MAGER first becomes very thin and ruptures eventually. Often numerous strengthening bars are also deposited within the cell so that it assumes a shelf-like appearance.

In transverse section the *Casparian strip* can at a very early stage be discerned on the radial walls of endodermal cells as a strongly refracting dot; in longitudinal section it appears as an undulating ribbon which has frequently been found ruptured. Soon after the rupture bridge like ligaments of the material characteristic of the strip are formed between its fractions (Fig. 2, page 68). MAGER (17) found the Casparian strip to consist of a hard and brittle mass which is torn if stretched. As regards the qualitative composition of the

Casparian strip we should like to limit ourselves to stating that it reacts with lignin staining reagents and, although weakly, with suberin staining reagents as well. It may be considered to have important physiological and mechanical functions.

According to PENZIG (26) the radial wall of endodermal cells is undulating. After our observations this statement has to be corrected in as much as 1) not the whole cell wall is undulating but the suberin lamellae only, and 2) we have observed in transverse sections that not the radial but only, or mainly, the tangential part of the lamellae is undulating. These observations agree with the results of RIMBACH'S (32) investigations who sees the cause of stronger or weaker undulation of the suberin lamellae in stronger or weaker contraction of the root. For we may assume that the radial part of the lamella is again extended by the increase of the root diameter following root contraction (see de VRIES 1879). In addition the radial part may be expected to be strengthened by the rather hard and almost inflexible Casparian strip, and thus to be much less liable to deformation. (plate VI. fig. 2). RIMBACH (32) also believes the undulation of the Casparian strip—which incidentally is very slight—to be explainable by root contraction.

We should like here to discuss some special forms of the development of the endodermis and of its suberization.

The endogenous origin of lateral roots involves ruptures in the tissues of the main root which are then filled by small-celled newly arising wound tissue. In the course of the development of the lateral root, the *suberized* endodermis of the main root is connected with the *suberized* endodermis of the lateral in such a manner that the latter appears a completely attached outward bulge of the former. Moreover not only the endodermes of both main and lateral roots are intimately connected with each other, but their exodermes are also linked to the two endodermes by layers of suberized cells running across; thus no direct connection whatsoever exists between the cortex parenchyma of main and lateral roots*) (Fig. 3 on p. 68).

*) This, however, does not seem to constitute as effective a sheath as that separating the central cylinder from the cortex parenchyma. RENNER (28) and also JOST in determining the water uptake by means of the root-potometer found that, if the pressure on the water of the potometer is reduced while the cut surface of the stalk remains exposed to atmospheric pressure, quantities of

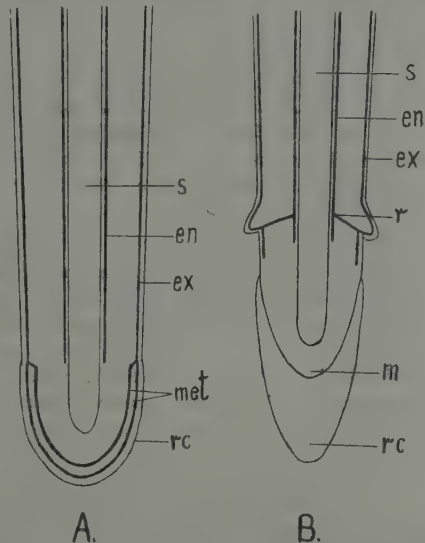
It now remains for us to discuss the suberization processes in the resting root. According to PLAUT (28) we may distinguish four more or less complicated types of *metaderm formation* (as the suberization process in the resting root is termed). The suberization of the resting Citrus root belongs to the simplest type in which the growing point is marked off against the calyptra by one or several rows of suberized cells. In this case the growing point apparently soon loses its meristematic character. The calyptra is then found to be strongly reduced, consisting mostly of but 2—3 rows of cells. With the commencement of root growth a direct link of suberized cells is formed between endodermis and exodermis, and the cortex parenchyma of the previous growing period is thus effectively separated from the newly formed cortex parenchyma. (Compare fig. 4a and 4b). The whole root is coloured dark brown while in the resting stage, and its growing point is flattened. According to KROEMER the cells of the resting root tip have brown vacuole contents (which we have

Fig. 4: A. Scheme of root tip in resting period showing the "Metakutis".

s = stele;
en = endodermis;
ex = exodermis;
met = metacutis;
rc = root cap.

B. Beginning of root growth after resting period (diagram).

s = stele;
en = endodermis;
ex = exodermis;
r = point of penetration;
m = meristem;
rc = root cap.



air immediately bubble through at those places where the lateral roots have penetrated the cortex of the main root. The question remains open how far these results are applicable to the case of Citrus roots in which the complete isolation of the central cylinder has been proved.

found also in Citrus) formed probably by transformation of the tannins they contain.

Certain relations between the time of incipient endodermal suberization and the osmotic value of the root cortex, which we shall later treat in detail, have given us the impression that the suberin lamellae of the endodermis exert no inconsiderable influence on the water economy of Citrus varieties.

As stated previously, nothing definite can as yet be said about the physiological functions of the endodermis. Opinions differ as to the function of the Casparian strip and of the suberin lamella as sheathing mechanisms in the exchange of water and solutes. According to KROEMER (14) no suberin lamella and no cuticle is wholly impermeable to water and solutes. MYLIUS (22) on the other hand writes: "Substances capable of migrating in the walls of living tissue only, are unable to pass the endodermis as they are kept back by the impermeable Casparian strip. Substances of this kind which the living protoplasm can absorb, may be delayed in their migration by the endodermis, either by the effect of the protoplasm of the endodermal cells or, more likely, by their suberin lamellae. Certain substances may also be prevented by the suberin lamellae from passing the endodermis". DE LAVISON (16) reaches almost identical conclusions.

In MAGER'S (17) opinion the Casparian strip is not altogether impermeable. After MAGER it should be assumed that the protoplasts of the primary root cortex exert the main influence in regulating the circulation of substances, and that the various kinds of cell membranes in exodermis and endodermis only assist it. The cell membranes are therefore regarded as of mainly mechanical importance.

Contrasting this view with that of MYLIUS (22) we find the latter to attach much more weight to the effect of the cell membranes on the circulation of water and minerals. The opinion held by MYLIUS is confirmed by the recent investigations carried out by STRUGGER (34) (1938) on the extrafascicular conduction of water. STRUGGER was able to prove SACHS' theory of imbibition for the conduction of water in the membranes of parenchymatous tissue. The morphological basis for these water and mineral movements is constituted by the ultra-microscopic capillary systems discovered by FREY-WYSSLING within the cell-walls.

Although special studies of roots have not been made, we are inclined to assume after the most recent work that *the quality and condition of the various kinds of cell membranes of the primary root cortex are of great significance for the water conduction and the exchange of solutes.*

In conclusion we should like to quote here some opinions on the primary root cortex and its functions. Basing on his investigations MAGER (17) conceived them as follows: "The primary root cortex, relatively well isolated as it is by

physiological sheaths, is a tissue which contains and circulates water and solutes; by virtue of its absorptive capacity it acts as a swelling body by withdrawing water from the surrounding medium".

Another important function of the root cortex is due to the fact that its protoplasts, as appears from studies made by RENNER (30), HUBER (10), and BREWIG (2), are capable of regulating their permeability to water according to the intensity of transpiration.

(7) *The Pericycle.*

The pericycle fits without intercellular spaces on one side to the endodermis and on the other side to the conducting tissue or the cambium respectively. In *Citrus* we mostly found the pericycle to be two or more rows of cells thick. To begin with, it is only one row of cells thick in all varieties but it soon divides tangentially opposite the phloem.

The walls of pericycle cells always consist of cellulose but, as mentioned previously, they suberize in rare cases. The extremely delicate cells of the pericycle are of varying size. If the pericycle is several rows of cells thick, the larger cells usually lie on the outside. Pericycle cells frequently contain crystals of calcium oxalate.

The lateral roots, well-known always to originate in the cells of the pericycle, in *Citrus* typically arise from those of its sections which lie opposite the xylem.

In the secondary stage the pericycle divides tangentially to form the phelloderm; this cuts off from food all root tissues on its outside (thus causing them to die off) and itself produces layers of cork which gradually wear away. PENZIG (26) already has stated that the differentiation of tissues in *Citrus* proceeds in this manner typical for woody dicotyledonous plants.

(8) *The Cambium.*

In the young *Citrus* root the cambium assumes the well-known configuration appearing star-shaped in transverse section. With progressing lignification of the pith the cambium may be recognized by its characteristic tangential divisions. At first it appears in isolated places inside the phloem bundles. Later transverse sections show it as two rows of cells separating the phloem from the pith. As the cambium cuts off with unequal intensity xylem to its inside and phloem to its outside, the vascular bundles soon lose their radial

arrangement. The cambium finally forms a cylindric mantle which in *Citrus* roots only closes comparatively late about the protoxylem strands. At this stage the cambium divides with increased intensity and it is only now that the tissue becomes 3—5 cell rows thick.

(9) *The Vascular Bundles.*

The differentiation of vascular bundles already commences quite close to the root tip in the procambial zone; there the phloem initials may be recognized in transverse section as groups of large cells rich in protoplasmic contents. In the centre of each of these groups 1—3 empty spaces may be distinguished in transverse section. These may be intercellular spaces, but more probably they are cavities devoid of protoplasm which arise by cell fusion. Soon after the phloem initials the first tracheids also become discernible. (Compare plate V. fig. 1).

a) *The Phloem.* As involved by the radial structure of the root the number of protophloem strands always equals the number of protoxylem strands. The sieve-tubes consist of delicate cells with oblique ends. The sieve-plates situated there are difficult to find as they are very delicate indeed and cannot be resolved even by perfect optical instruments. Callus has never been observed. A large part of the phloem cells is constituted by companion cells rich in protoplasm. In addition phloem parenchyma, often rich in crystals, is present as well as cambiform cells. Phloem fibres do not usually occur in the protophloem. With the commencement of more intensive growth in width a bundle of phloem fibres with thickened and lignified walls is added to each phloem strand near its outer periphery. These phloem fibres which constantly increase in number are later pushed to the outside, so that they come to lie closely below the phelloderm. The bundles of phloem fibres, the component cells of which have a much narrowed lumen, in the course of development appear more or less uniformly distributed all around the stele.

b) *The Xylem.* The number of xylem strands in the *Citrus* root is variable. The maximum found was 10, the minimum 3 strands. Even in the same root new xylem initials may arise in the course of development. Table 1 demonstrates the number of xylem initials to be related to the diameter of the root. Only roots of young seedlings were investigated in this respect. The figures presented in table I

constitute the average values of several measurements and state the root diameter in 1/1000 mm.

TABLE I
RELATION BETWEEN THE NUMBER OF XYLEM STRANDS AND THE
DIAMETER OF ROOTS (IN μ) OF CITRUS VARIETIES

Variety	triarch	tetrarch	pentarch	hexarch	heptarch	oktarch	enearch	dekarch
Sour Orange	—	450	—	810	850	990	1050	—
Sweet Lime	—	450	—	675	720	840	1000	1200
Rough Lemon	370	450	480	620	770	820	1000	—

The number of xylem initials is therefore not characteristic for any one Citrus variety and cannot be consulted for the identification of varieties, as maintained by OPPENHEIM [23; (cf. p. 35)].

The first tracheids of the xylem lignify very early, one lignified lamella only being at first deposited. As with most other woody dicotyledons the lignification of xylem strands progresses centripetally. In the course of this process the lumen of the primary tracheids is much reduced as new lignin lamellae are constantly being deposited from within. These vessels can hardly be assumed to serve any longer for translocation.

The xylem tissue of Citrus roots comprises tracheae, tracheids, libriform fibres and wood parenchyma. The latter is often filled to capacity with starch. We have not investigated how far this content of reserve materials depends on the season. Spiral and annular vessels are to be found in young xylem only, but even there they are of rare occurrence. Most vessels are pitted from the very first. The pits are strongly developed in all components of the xylem; if connecting two vessels they are, as usual, bordered on both sides. The width of lumen of tracheids and vessels is very variable. In the protoxylem tracheids of about 3–13 μ diameter have been found. As the cambium cuts off xylem cells and the pith also lignifies, a completely lignified central cylinder is formed in the transition to the secondary stage.

(10) *The Pith.*

In its primary stage the axial part of the root consists of a central ground tissue which develops from part of the plerome

cylinder. When young this tissue is typically parenchymatous, rich in protoplasm and cell contents. The cells are short and prismatic, the walls are thin and give cellulose reactions. As mentioned before, the lignification of the pith proceeds simultaneously with the development of the xylem, and it assumes a more prosenchymatous character. According to the variety lignification may start.

(a) from the centre, the development being centrifugal;

(b) from the xylem strands, proceeding centripetally until a starshaped lignified tissue complex has formed, whereupon it spreads tangentially from the radii;

(c) from irregularly scattered centres which arise successively;

(d) in the whole of the pith at the same time.

Each of these modes of lignification is typical of certain varieties of Citrus.

Looking at the transverse section of the pith after lignification we observe it in the case of certain varieties to contain many cellulose cross-bars. Secondary thickening layers which lignify are soon deposited on these bars. We were unable to determine whether these cross-bars are cell walls dividing the cells to their whole length, or whether they are discontinuous reinforcing bars to encounter the pressure exerted on the pith during growth in width*).

Ultimately the walls of the cell components of the pith are strongly lignified, their middle lamella remaining clearly discernible. In the secondary stage pitting becomes more pronounced than in the primary stage. Especially the tangential walls are strongly pitted in the secondary stage. The types of cells found in the pith include: Wood parenchyma rich in starch, fibres, and the prosenchymatous cells previously mentioned.

II. *The Structure of the Root in the Secondary Stage.*

We have scarcely been able to find any typical features distinguishing the individual varieties by their structure during the secondary stage of root development. The anatomy of Citrus roots

*) These bars or rods were first discovered by SANIO and have recently been investigated by KROEMER (15) in connection with the so-called Mosaic Disease of Vine. He found them in the wood parenchyma, tracheids, and tracheae of many woody plants.

at this stage closely resembles that of other well described woody dicotyledons. A brief description of the general characteristics may therefore suffice. (Compare Fig. 3 on table V).

(1) *The Secondary Cortex.*

In the secondary stage the root cortex is limited on its outside by a coat of corky tissue which is constantly being renewed. The cork layers wearing away are replaced by the cork cambium which arises in the cortex. Two cork layers are always found. They are arranged in concentric circles and each of them is 3—5 cell rows thick. Between the cork layers there are 4—6 or more rows of cortex parenchyma. The corky cells are, as usual, very slender and elongated tangentially.

The cambium alternately produces layers of cortex parenchyma which are 6—10 cells wide and have phloem-groups scattered among them, and cylinders of lignified bast fibres which are 3—5 cells wide and interrupted only by the medullary rays (cf. below). The delicate cortex parenchyma is arranged in radial rows. Its cambial origin may best be seen from the shape of the cells of the inner cortex layers. In the course of development the outer layers of cortex parenchyma are strongly stretched in a tangential direction and eventually they become quite deformed.

(2) *The Xylem Body.*

Zones of periodical growth are more or less well-defined from each other in the secondary xylem body. These zones are bordered by a layer of 2—3 cell rows' width, which runs tangentially and differs much from the bulk of the strongly thickened cells of the xylem body. The cells of this layer have much thinner walls and a wider lumen. While the majority of cells composing the secondary xylem body measures 8μ in cross-section the cavity of these cells measures 13 — 15μ across. Scattered everywhere about the secondary xylem we meet with tracheae of wide lumen, either single, or in groups, or arranged in radial rows. They measure about 50 — 80μ in width. Seen in transverse section they generally appear somewhat elongated tangentially. Each mm^2 of root xylem contains an average of 40—46 of these tracheae. Tyloses have not been found to occur in them, even in two or three years old roots.

(3) *The Medullary Rays.*

In the secondary stage the root is traversed by medullary rays of 1—4 cells thickness. PENZIG (26) states these rays to be one cell thick only, but we found them to be 1—2 or, in the xylem, even 3—4 cells thick. In tangential transverse section the medullary rays appear as spindles composed of about 10—12 cells. What may be called "pseudoprimary" rays (i. e. rays formed by the cambium from the very beginning of its activity) may be traced in transverse section from the protoxylem strands to the phelloderm coat. Secondary medullary rays are present in addition*).

Often filled to capacity by reserve materials the parenchyma of xylem and medullary rays, as usual, serves as the storage tissues of the root in the secondary stage.

III. *Specific Root Anatomy of the Citrus Species and Varieties Studied*

In view of the fact that our root material was taken from only one type of soil of very uniform texture, and as roots from other soils were little used in our investigations, it remains doubtful whether the anatomical characteristics described below are of strictly general application. In our opinion some of them,—e. g. the lignification and thickening of cell walls of the piliferous layer and, perhaps, the development of the Casparian strip as well as the time at which the endodermis begins to suberize—are variable and dependent in particular on structure and water content of the soil. On the other hand we regard the time and mode of lignification of the pith and the appearance of the xylem strands (Fig. 5a, 5b, 5c), in transverse section as specific varietal characteristics.

We have termed suberization of the endodermis early, if it was found to contain the first suberized cells as soon as a few millimetres behind the root tip. If we termed suberization late the first suberized endodermal cells were found in vigorously growing roots no sooner than several (sometimes 5—6 or more) centimetres behind the root tip.

*) The course of the medullary rays is thus analogous to that in roots of vine, as pictured by ALEXANDROV in fig. 137 of his "Anatomia rasteniya".

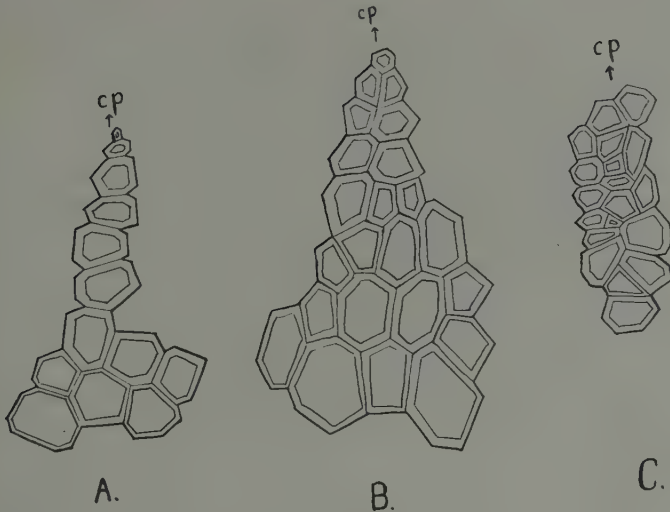


Fig. 5. A. Xylem strand of Rough Lemon root.
 B. Xylem strand of Sweet Lime root.
 C. Xylem strand of Sour orange root.
 cp = cortex parenchyma.

(1) *Citrus Limetta* Risso(?) (Sweet Lime).

When sampled fibrous roots present in abundance. Young skeleton roots of relatively small diameter.

Primary Stage. Outer tangential walls of epiblema cells often unligified and then also unthickened, but radial walls thickened and ligified. Exodermal cells alternating with cells of epiblema. Part of exodermal cells with apparently unsuberized inner tangential walls. Radial walls of exodermal cells undulating strongly. Cortex parenchyma with *large* cells and relatively thick walls. In the endodermis *part* of the cells opposite the phloem suberizes first, though even they relatively *late*. Casparian strips *well* developed and comparatively broad. Pericycle 1—2 layers thick. Xylem strands lignify centripetally (fig. 5b). Lignification of pith as mentioned under d) on page 80.

Secondary Stage. Offers nothing characteristic or of taxonomic importance. Endodermis only now suberized completely. Phloem

fibres form shortly before the primary cortex has worn away, and develop to a bast *cylinder* only after this has taken place.

(2) *Citrus Limonia* Osb. "Rough Lemon".

Fibrous roots abundant at the time of sampling.

Primary Stage. Outer tangential walls and radial walls of epiblema cells unthickened. Outer tangential wall of exodermal cells strongly lignified. Endodermis suberizing at *intermediate* stage, about the time of lignification of the pith. Passage cells remaining unsuberized for a long time. Suberin lamellae finely undulating. Diameter of pith, if compared to that of cortex, *smaller* than in other varieties. Pericycle one, less frequently two, rows of cells thick. Phloem strands relatively large with 3—4 thickened and lignified *bast fibres appearing still in the primary stage, and increasing steadily in number.* The variety is characterized by the peculiar development of its xylem. In the primary stage other varieties show gradual centripetal widening of the xylem strands. In "Rough Lemon" xylem strands at first *one* cell thick on their outside *suddenly* widen further to the inside. (Fig. 5a). Lignification of pith as mentioned under b) on page 80.

The Secondary Stage shows nothing differing from the normal type described.

(3) *Citrus Limonia* Osb. "Sour Lemon"

Both fibrous and skeleton roots abundant at the date of sampling.

Primary Stage. Outer tangential walls of epiblema cells slightly thickened and lignified, radial walls thickened and lignified. Radial walls of exodermal cells undulating rather strongly. Exodermis including "short cells" (Kurzzellen) which contain crystals. But also these cells suberize early. Parenchyma cells very *large*. About 25% of the endodermal cells suberizing early. But suberization progresses so slowly that—regarded as a whole—it must be considered relatively *late*. Casparian strip weakly developed. Pericycle 1—2 cell rows thick. Protoxylem containing numerous scalariform, annular, and spiral vessels. Lignification of pith as mentioned under a) on page 80.

The Secondary Stage offers no distinguishing characteristics.

(4) *Citrus medica* L. (Citron)

At the time of sampling very thick fibrous roots abundant.

Primary Stage. Outer tangential and radial walls of epiblema cells slightly thickened and lignified. Exodermis without short cells. Cells of cortex parenchyma and endodermis *very large*. Suberization of endodermal cells *very late*, completed only shortly before the primary cortex has worn away. Suberin lamellae of endodermal cells undulating strongly. Casparian strip weakly developed. Pericycle peculiar in being two cell rows thick opposite the protoxylem. Phloem cell remarkably *large*. Lignified strands of *bast fibres* deposited at an *early* stage. Lignification first taking place in the *central* portion of the pith, subsequently in all the remaining tissue simultaneously. This feature may also be used for taxonomic distinction. Plenty of cellulose cross bars which lignify early.

The *Secondary Stage* offers no distinguishing characters.

(5) *Citrus sinensis* Osb. var. "Baladi".

Fibrous roots abundant at time of sampling.

Primary Stage. Tangential and radial walls of epiblema cells strongly thickened and lignified. Lignification commencing very early. Exodermal cells with *entirely* suberized radial walls. Cortex parenchyma several cells thick and with *large* cells. Casparian strip *broad* and strongly developed. Suberization of endodermis beginning *late*; completed only shortly before the primary cortex sloughs off. Suberin lamellae undulating strongly. Endodermal cells *square* rather than rectangular in shape. Pericycle one or more cell rows thick. Lignification of pith as mentioned under a) on page 80. Plenty of cellulose bars which lignify early.

Secondary Stage. Strands of bast fibres only form at this stage. Medullary rays one cell thick. Xylem initials can no longer be traced.

(6) *Citrus sinensis* Osb. var. "Shamouti".

At the time of sampling fibrous roots abundant at a depth of about 25 cm. Secondary roots more plentiful only at a depth of 40—50 cm.

Primary Stage. Outer tangential and radial walls of epiblema cells unthickened. Cortex parenchyma cells *very large*. First endo-

dermal cells suberize early. Complete suberization, as compared with other varieties, taking place at an *intermediate* stage. Casparian strip weakly developed. Pericycle one cell row thick. Diameter of pith cells appearing remarkably *small*. Lignification of pith as mentioned under d) on page 80. Plenty of cellulose bars in the pith.

Secondary Stage. Primary cortex wearing away relatively late.

Remark: Well-marked structural differences are seen from this description of their root structure to exist between the two varieties of *C. sinensis* studied.

(7) *Citrus Aurantium* L. (Sour Orange)

Fibrous roots abundant at time of sampling.

Primary Stage. Epiblem cells small, with slightly thickened and lignified tangential and radial walls. Plenty of mucilage formed by the root. Cells of the whole root tissue *much smaller* than in other varieties. Outer tangential walls of exodermal cells strongly thickened. Endodermis suberizing *earlier* than in any other variety investigated. Suberin lamellae undulating strongly. Casparian strip broad and well developed. Diameter of stele *small* if compared with the primary cortex. Pericycle 1—2 cell rows thick. Peculiar to the variety is the configuration of protoxylem strands: Strands do not widen uniformly in a centripetal direction as in other varieties but are at first *oblong* (fig. 5c). Lignification of pith as mentioned under d) on page 80). Plenty of cellulose bars which lignify early.

Secondary Stage. Vessels of extraordinarily wide lumen characterize the variety at this stage.

(8) *Citrus paradisi* Macf. var. "Duncan".

Fibrous roots abundant at time of sampling.

Primary Stage. Outer tangential and radial walls of epiblemma cells slightly thickened and lignified. Radial walls of endodermal cells undulating comparatively strongly. Endodermis suberizing at a slightly later stage than in *C. Aurantium* L. Casparian strip broad and well developed. Pericycle one cell row thick. Phloem cells appearing relatively large in transverse section. Lignification of pith as mentioned under a) on page 80.

Secondary Stage. Offers no distinguishing characters.

(9) *Citrus maxima* Merrill. Shaddock var. "Goliath".

Fibrous roots abundant at time of sampling.

Primary Stage. All walls of epiblema cells strongly thickened but only slightly, if at all, lignified. Radial walls of exodermal cells suberized *in part* only. Parenchyma cells with *narrow* lumen. Endodermal cells especially *narrow* tangentially, suberizing *early*. Suberin lamellae undulating strongly. Pericycle one or more cell rows thick. Lignification of pith as mentioned under c) on page 80. Pith cells containing numerous cellulose bars which lignify early.

Secondary Stage. Offers no distinguishing characters.

D. THE ROOT-HAIRS

Root hairs have been found in all the varieties studied. Their shape, size, and number varies with the species while a certain uniformity in this respect is noticeable within each species. Table II gives a survey of the root hairs of the different varieties of Citrus and of their development under field conditions. The samples were all taken on the same date, October 24th, 1938. The figures represent the mean values of at least twenty (generally more) measurements.

Up to the present we have only been able to study one of the external factors concerned in the development of root hairs viz. the factor of moisture. The single experiment carried out for this purpose was purely informative in character.

Three varieties were studied viz. *Citrus Limetta* Risso, *Citrus Limonia* Osb. "Rough Lemon" and *Citrus Aurantium* L. Of each of these three varieties seedlings of the same age (with 2—3 leaves and a tap-root of 6—7 cm length) were grown in pots in three groups. To begin with, the light sand in the pots of all three groups was moistened to full capacity. In the further course of the experiment the plants of group I were then kept very dry and were only watered when their condition made it indispensable. Group II was watered normally, while in group III the soil was kept extremely moist. Soil and air temperatures during the period of growth were favourable for the development of Citrus seedlings. Table III shows the results of this experiment which was continued for 5 weeks.

TABLE II
ROOT HAIR MEASUREMENTS OF CITRUS TREES

Citrus variety	Type of root bearing hairs	Root hair formation	Shape	Max. length measured (μ)	Min. length measured (μ)	average length measured (μ)	average width measured (μ)
<i>Citr. Limetta</i> Risso (Sweet Lime)	Skeleton roots moderately thick, branching about 3 cm behind tip	scanty	tubular	86	26	53	10
<i>Citr. Limonia</i> Osb. "Rough Lemon"	No hairs on skeleton roots; branching about 3 cm behind tip	very scanty	tubular	44	16	29	8
<i>Citr. Limonia</i> Osb. "Sour Lemon"	Skeleton roots, branching about 8 cm behind tip	scanty to medium	tubular	72	13	41	14
<i>Citr. medica</i> L. (Citron)	Thick skeleton roots, branching about 12 cm behind tip	very scanty	tubular	70	20	36	11
<i>Citr. sinensis</i> Osb. "Baladi"	Thick skeleton roots, branching about 10 cm behind tip	plentiful	tubular	88	10	53	15
<i>Citr. sinensis</i> Osb. "Shamouti"	No hairs on thick skeleton roots only on fine fibrous roots.	plentiful	papillae	104	26	48	12
<i>Citr. Aurantium</i> L. (Sour orange)	Moderately thick skeleton roots, branching irregular	plentiful	papillae	68	26	42	12
<i>Citr. paradisi</i> Macf. "Duncan"	Thick skeleton roots, branching about 5 cm behind tip	plentiful	papillae	104	23	54	14
<i>Citr. maxima</i> Merrill (Shaddock)	Thick skeleton roots, branching about 10 cm behind tip	moderate	tubular	70	18	29	15

TABLE III

DEVELOPMENT OF ROOT HAIRS OF SOME CITRUS VARIETIES UNDER
DIFFERING SOIL MOISTURE CONDITIONS

Group and Variety	Average length of tap root (in cm)	Distance of zones bea- ring root hairs from root tip (in cm)	Relative density of hairs	Average length of hairs (in μ)	Remarks
GROUP I. (dry).					
<i>C. Limetta</i> Risso	8.4	1) 0.5—2.0	crowded	65	epidermis
		2) 8.0—8.2	crowded	36	much
<i>C. Limonia</i> Osb.					thickened
“Rough Lemon”	6.2	0.1—3.3	crowded	110	
<i>C. Aurantium</i> L.	17.9	1) 0.2—2.0	crowded	95	
		2) 4.0—4.5	scanty	35	
		3) near the base	scanty	39	
GROUP II. (intermediate).					
<i>C. Limetta</i> Risso	10.5	1) 0.2—2.5	crowded	22	
		2) 4.3—4.5	crowded	29	
		3) 9.8—10.0	scanty	24	
<i>C. Limonia</i> Osb.					
“Rough Lemon”	8.7	0.1—1.0	medium	38	
<i>C. Aurantium</i> L.	9.4	1) 0.5—3.0	crowded	66	
		2) 4.5—4.8	medium	27	
		3) 9.2—9.3	medium	29	
GROUP III. (wet).					
<i>C. Limetta</i> Risso	13.0	0.6—1.5	scanty	30	
<i>C. Limonia</i> Osb.					
“Rough Lemon”	13.9	0.4—1.9	medium	42	
<i>C. Aurantium</i> L.	19.2	0.5—1.0	very crowded	116	

This table may be summarised as follows:

1) *Citrus Limetta* Risso and *C. Limonia* Osb. produced longest root hairs in group I (dry), while in the case of *C. Aurantium* L. the longest root hairs were formed in group III (wet).

2) The difference between the average lengths of root hairs in groups II and III is so slight as to appear insignificant.

3) Root hairs are naturally longest and most abundant near the root tip.

4) Seedlings of *C. Limetta* Risso and *C. Aurantium* L. possess apparently functional root hairs near the root base; with *C. Limonia* Osb., however, this is not the case.

5) On the plants of group III (wet) root hairs were generally observed near the root tip only.

Root hairs of the Citrus varieties studied were thus directly affected by soil moisture conditions with regard to their length and general development as well as to the zones in which they form. If various authors did not find any hairs on citrus roots, this may be due to the external conditions under which the plants were kept.

We shall now briefly discuss the main *external conditions* affecting the development, shape and length of root hairs in Citrus and other plants.

GIRTON (5) has investigated the formation of root hairs on Citrus roots under various conditions of temperature. He found the optimum temperature for the development of root hairs of *C. Aurantium* L. and *C. sinensis* Osb. to be about 33° C. He further observed the development of root hairs to be considerably promoted by good aeration.

Root hairs are known to be the principal organs for the absorption of water and solutes, though KNY (13) and others have proved that a limited amount of absorption also takes place through the epiblemma beyond the zone of root hairs. Frank SCHWARZ (33) has demonstrated that plants which have to overcome no difficulties in securing water, such as marsh or water plants, develop root hairs in rare cases only; but as soon as they reach more compact soil their roots begin to form hairs (*Acorus Calamus* L. and others). SCHWARZ also found the development of root hairs to agree with the water requirement of the plants. For example conifers, i. e. plants with a low intensity of transpiration, were found to possess few root hairs. Similarly, the number of root hairs is stated to fluctuate with the season in accordance with the stronger or weaker transpiration

of the plant. It is further remarkable in this connection that many plants with mycorrhizae do not form hairs*).

According to SCHWARZ (33) most hairs are generally formed at optimum soil moisture, while their number is reduced where moisture is lacking or excessive. Vigorous root growth likewise leads to increased root hair formation as it is just the young and functional epiblemma on which the hairs form and with which they die off together. Lastly, SCHWARZ observed root hairs to form the closer to the tip, the drier the soil.

E. MEASUREMENTS OF OSMOTIC VALUES IN CITRUS ROOTS

The measurements of osmotic values described below were merely informative in character. We decided to carry out fresh measurements in view of the wide divergence between the uncommonly high maxima of suction tension of Citrus plants determined by MATULA (18) and the osmotic values obtained by OPPENHEIMER and MENDEL (25).

The determination was carried out by cane sugar plasmolysis. The solutions used differed from each other by 0.05 Mol. Like HANNIG (8) we chose the cells of the cortex parenchyma for our determination. As soil moisture also somewhat affects the level of osmotic values, we should like to note that rainy weather persisted over the entire period of our measurements (about 14 days, from 27th February until 13th March) and that the soil was consequently well moistened.

Two measurements were carried out with each variety. Roots from several trees and from various depths of soil were used for each measurement. As apparent from table IV the figures of both series of measurements closely agree with each other.

*) In the course of our anatomical studies of Citrus roots we have never been able to observe mycorrhizae but as appears from "Chronica Botanica" (1937) Miss FERMONT in BUITENZORG has made the mycorrhizae of the genus Citrus the subject of special investigations. None of the papers on the subject has unfortunately been available to us.

TABLE IV.
DETERMINATION OF THE OSMOTIC VALUE OF CITRUS ROOTS

Variety	Date	Atmo- spheres *)	Date	Atmo- spheres *)	Average of both mea- surements
<i>C. Limetta</i> Risso	27.II.	7.54	7.III.	8.14	7.84
<i>C. Limonia</i> Osb. "Rough Lemon"	6.III.	7.33	13.III.	7.33	7.33
<i>C. Limonia</i> Osb. "Sour Lemon"	2.III.	8.75	8.III.	8.75	8.75
<i>C. medica</i> L.	2.III.	10.06	8.III.	10.06	10.06
<i>C. sinensis</i> Osb. "Baladi"	6.III.	9.54	7.III.	9.54	9.54
<i>C. sinensis</i> Osb. "Shamouti"	28.II.	6.91	9.III.	7.33	7.12
<i>C. Aurantium</i> L.	1.III.	3.18	7.III.	3.79	3.49
<i>C. paradisi</i> Macf.	1.III.	2.57	8.III.	2.57	2.57
<i>C. maxima</i> Merrill	3.III.	4.40	9.III.	4.40	4.40

*) After LANDOLT-BOERNSTEIN, Chemisch-Physikalische Tabellen Vol. II, p. 1420, Berlin, 1923.

The table clearly shows the roots of the Lemon-Lime group to have a considerably higher osmotic value than the roots of *C. Aurantium* L., *C. paradisi* Macf., and *C. maxima* Merrill. Of the latter three varieties *C. maxima* Merrill possesses the highest osmotic values and *C. paradisi* Macf. the lowest. *C. sinensis* var. "Baladi" should according to its osmotic value be placed into the Lemon group, while *C. sinensis* var. "Shamouti" occupies an intermediate position.

IN OPPENHEIMER'S (24) (1936) first communication on the plantation from which all our root material was taken, we find some very instructive photographs, representing the appearance of the plants and their root system at that time, and figures (in table V) on their height and circumference of stem. On the strength of these figures OPPENHEIMER divided the plants into groups similar to those at which we arrive on the basis of the osmotic measurements we have

carried out. He found the Lemon group to possess a higher intensity of growth than the group comprising Sour Orange, Grapefruit, and Shaddock. Among the latter Grapefruit was found to be least, Shaddock to be most advanced in growth. *C. sinensis* var. "Baladi" was more strongly developed than *C. sinensis* var. "Shamouti". We note, therefore, that these measurements yield the same gradations as our measurements of the osmotic value. A causal relation between osmotic value and intensity of growth thus seems to exist.

As apparent from table V remarkable relations may be established by linking up the osmotic value and the time of incipient endodermal suberization with the soil requirements of the Citrus varieties studied. (This table is being published although available data, especially as regards the osmotic values, are as yet incomplete and require supplementary study).

TABLE V.

RELATIONS BETWEEN THE OSMOTIC VALUE, TIME OF ENDODERMAL SUBERIZATION, AND TYPE OF SOIL SUITABLE FOR CULTIVATION OF CITRUS VARIETIES

Variety	Osmotic value high low (1-5)					Endodermal suberization late-early (1-5)					Soil light-heavy (1-5)				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
GROUP I															
Sweet Lime	+					+					+				
Sour Lemon	+						+				+				
Citron	+					+					+				
Sweet Orange var. "Baladi"	+					+					+(?)*				
Rough Lemon		+					+					+			
GROUP II.															
Sweet Orange var. "Shamouti"			+					+			+(?)*				
GROUP III.															
Shaddock				+					+					+	
Sour Orange					+					+					+
Grapefruit					+					+					+

*) Not used as stock in Palestine. Figures taken from AKENHEAD and FEILDEN, Investigations on the Standardization of Citrus Trees. Imper. Bureau of Fruit Production, East Malling, England, 1932.

Apart from small deviations this table shows surprisingly close agreement within each of the groups. Before tracing the possible relations we shall describe an experiment on the changes of osmotic values induced by differing conditions of soil moisture.

Seedlings were grown under conditions identical with those described in the experiment on root hair formation. They were similarly divided into three groups kept at different soil moistures. On plasmolysis with cane sugar the following osmotic values were obtained:

TABLE VI.
OSMOTIC VALUES (IN ATM.) UNDER DIFFERING SOIL MOISTURE
CONDITIONS

Variety	Soil moisture		
	high	intermediate	low
Sweet Lime	6.91	7.85	9.57
Rough Lemon	6.97	7.33	9.41
Sour Orange	1.66	2.57	4.40

With the decrease of soil moisture we thus find osmotic values to increase within the limits set by the intrinsic properties of the species.

Taking into account the experiment summed up in table VI we shall now attempt, in a purely hypothetical manner, to establish some relation between osmotic value, endodermal suberization and type of soil suitable for the Citrus varieties studied.

The differences apparent in table IV point to the fact that in general Citrus plants thriving on light soil (i. e. soil conserving little moisture and drying rapidly) possess higher suction potentials than varieties not suited to this type of soil*). Their higher osmotic values enable them—under otherwise identical conditions—to draw water from the soil with greater ease than varieties with lower potentials. The experiment summarized in table VI further shows that in drier soil the osmotic value rises—within the limits specific to each variety—by anatonosis of the root cells. This seems to add further evidence to our theory of the rôle played by the osmotic value in adapting Citrus varieties to certain soils.

*) The last mentioned three species.

It remains to explain why those of the Citrus roots which were found to have a low osmotic value, also exhibited an early suberization of the endodermis (at any rate in these soils which did not really suit them)*). Early suberization of the endodermis on the one hand obviously decreases the water absorbing capacity by reducing the absorptive area to a short portion of the root; on the other hand the suberin lamella resists to a strong degree the tendency of drying soils to withdraw water from the root. Low osmotic value and early suberization of the endodermis affect the water supply in the same sense: *Under conditions of water shortage they impede the water uptake and thus make the plant wilt. However,—and this seems decisive from the ecological point of view—early suberization of the endodermis may under the same conditions serve as a phenomenon economising water.*

As well known in Palestine, water shortage on the light soils of the Jaffa plain causes orange trees on Sour Orange stock to wilt sooner than trees on Sweet Lime stock. Our physiological observations may contribute to the scientific explanation of this fact familiar to Citrus growers: The higher osmotic value of Sweet Lime, in conjunction with the rather long apparently absorptive zone possessed by each of its roots, possibly affords a sufficient base for the understanding of this phenomenon which has considerable practical importance**).

But how can we explain MATULA'S (18) extraordinarily high maxima of suction tension? His figure for the maximum suction force of the Spanish Orange is 44 atm., for the Jaffa Orange 42.5 atm., and for Lemons 31.5 atm. The osmotic values observed by us under normal conditions varied from 2.57 to at most 10.06 atm. The values which we determined for Sweet Lime agree with those of

*) We also examined the time of incipient endodermal suberization of Sour Orange roots grown on heavy, water conserving soil. These roots clearly showed later suberization of the endodermis. Conversely, in seedlings kept under extremely dry conditions suberization of the endodermis set in earlier than in control seedlings. Both observations agree with our assumption that the suberin lamella isolating the stele develops earlier and covers a larger portion of the inner permanent root tissue wherever the soil is dry or is liable to dry.

**) The hypothetical relation between osmotic value, endodermal suberization, and soil conditions, as given above, was conceived in discussions which the author had with Dr. H. R. OPPENHEIMER on this subject.

OPPENHEIMER and MENDEL (25) who made their measurements on 21st October 1934 on roots taken from moderately moist soil. The osmotic value of roots is well-known to lie in general much below that of the leaves for which OPPENHEIMER and MENDEL (however by cryoscopy of the cell sap) found in the case of Jaffa Orange figures varying from 16.24 to 24.99 atm. in the course of one year. Although these values determined by cryoscopy are considerably higher than the plasmolytic values we found in roots, maxima of root suction tension as high as 42.5 atm. yet seem to us to be far from likely. We are thus led to assume that determinations of maximum suction tension by BUCHINGER's method yield results which—perhaps because of anatonosis of root cells in sugar solutions—lie high above the osmotic value at incipient plasmolysis, as found on mature plants rooting normally in soil as well as on seedlings. MATULA's results obviously require re-examination.

F. PERIODICITY OF ROOT GROWTH

Shoot and root of most perennial plants are known to have certain periods of growth rather than to grow uniformly all along. We may assume that only an unsubscriberized, i. e. in general a *growing* root is capable of the unrestricted absorption of water and solutes. It is therefore interesting to learn which are the seasons with which the root growth periods of Citrus varieties coincide.

This question is of fundamental practical importance. Water and nitrate nitrogen in particular are, of course, often wasted if the root system is little or not at all able to absorb them at the time of application.

Periodicity of root growth has been much discussed from the middle towards the end of the past century, and again in more recent times. According to v. MOHL (19) root growth proceeds parallel to shoot growth and is to some degree dependent on the latter. T. HARTIG calls root growth in winter an anomaly.

RESA (31) (1887) has made the periodicity of root growth the subject of comprehensive investigations which are still of primary importance. Basing on his observations on numerous plants of various types in the climate of Central Europe this author arrives at

the conclusion that root and shoot growth periods do not directly correspond with each other. According to RESA two main growing periods of the root may be distinguished viz. from late winter until early spring, and from late autumn until early winter. Root growth, after RESA, is chiefly affected by soil moisture and soil temperature. No growth of the root is therefore taking place during the hot and dry, or the cold seasons.

As regards leafy trees and shrubs RESA states as a general rule that the period of root growth begins after shoot growth has terminated. The termination of root growth is brought about sooner or later, but winter has in this respect merely a delaying, not a terminating effect*).

The trees used for our own investigation and the soil of the grove have been described in the section on materials and methods. Roots were cut at a depth of 30 cm., but in winter we sometimes had to dig as deep as 50 cm. The trees investigated stood only a few metres apart from each other and the soil was uniformly wetted by winter rain. Differences between the varieties can therefore not be reduced to different soil moisture or temperature conditions. The investigation began during the first days of September. The presence or absence of growing roots was recorded every week and, if present, their intensity of growth was estimated**).

The three varieties studied in the main were *Citrus Limetta* Risso (Sweet Lime), *C. Limonia* Osb. "Rough Lemon", and *C. Aurantium* L. (Sour Orange). Leaving smaller or greater deviations out of consideration, the principal periods of shoot growth of Jaffa Orange on these stocks are somewhat as follows:

I. From Mid-February—early March until Mid-April—early May.

*) The work on periodicity of root growth has more recently been reviewed by KROEMER in "Untersuchungen ueber das Wurzelwachstum des Weinstockes", Landw. Jahrb. Vol. 51.

**) The following difficulty has to be encountered while digging for growing roots: It is unavoidable that some roots are injured in the process of digging and new rootlets regenerate immediately above the wound, regardless of the season. These roots can of course never be regarded as formed by normal growth. Each root was therefore to be inspected closely in order to see whether it had formed in consequence of some injury.

II. From early to mid-June until early to mid-July.

III. From mid-to late August until mid-to late September (very weak growth).

IV. (In warm years only) From mid-October until mid-November.

At the beginning of our studies roots of all kinds were found to be completely suberized. On 23rd September the first growing root tips appeared in Sour Orange. A few days later roots of the other varieties in the experiment were also found to be growing. Their vigour of growth continually rose until October 12th when the

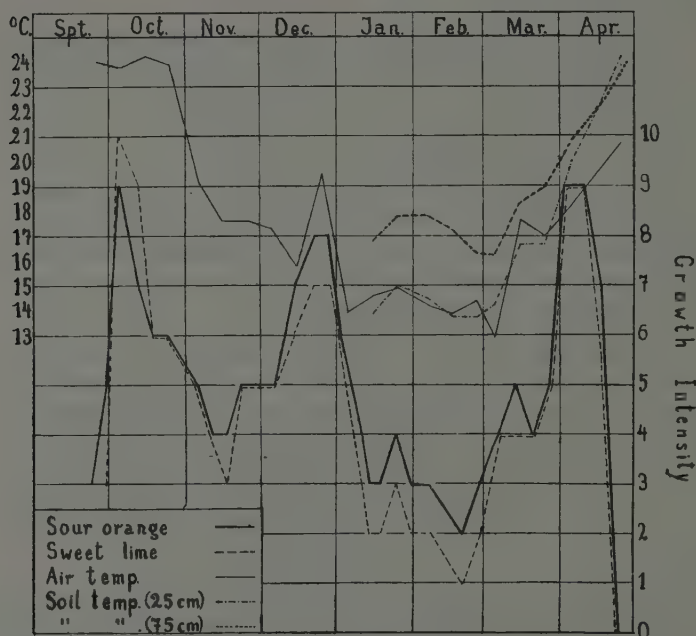


Fig. 6. Curve of root growth intensity of Citrus plants from Sept. 1938—April 1939 compared with soil and air temperatures over the same period.

The intensity of growth was estimated by assigning it a numerical value (between 1—10). Soil and air temperatures figures are the means of 10 days each. Data have also been collected on Rough Lemon; but as they coincide essentially with the Sweet Lime curve their addition to the graph appeared unnecessary.

climax was reached. Skeleton and fibrous roots now had vigorously growing tips and lateral roots pushed out everywhere. Small short-lived rootlets ["Würzelchen"; v. ALTEN (1)] were also abundant. The vigour of growth then decreased rather rapidly, simultaneously with the fall of temperature, but rose again—together with the latter—towards the end of December. From 3rd January onwards the curve of growth intensity fell incessantly, with decreasing soil temperature, until the lowest point of the winter season 1938/39 was reached on 20th February. After another short but steep rise of the curve corresponding to rising soil temperature (beginning of spring weather) we find the roots again resting, i. e. suberized all-round, on 24th April. It should, however, be noted that the soil was already very dry at this date as no rain worth mentioning had fallen from the middle of March onwards and the grove had not yet been irrigated. Renewed root growth was recorded soon after the first irrigation.

The relationship between soil and air temperatures and the intensity of root growth during winter 1938/39 is represented by the graph.

Up to date our observations during the winter season have therefore established a well-marked correspondence between soil temperature and root growth, the intensity of root growth decreasing with falling temperature, and conversely. As ample winter rains made the soil uniformly moist all the time, temperature may be assumed to have been the deciding factor in root growth.

It is particularly noteworthy that:

- 1) growing roots could be found throughout the whole of the winter season;
- 2) the more intensive growth periods in spring and autumn were of relatively short duration only; and
- 3) Sweet Lime roots reacted to all temperature fluctuations, rise as well as fall, somewhat more strongly than the roots of Sour Orange.

The observations hitherto described have been made during the winter season 1938/39. As stated previously soil temperature may be assumed to have been the factor deciding the intensity of root

growth during this period. According to the observations made up to date the moisture content of the soil is of great, if not decisive, importance during the *summer* season. These observations, however, have not yet been completed. On the whole it must therefore still be considered an open question whether, besides fluctuations of the external conditions, there is a periodicity due to internal causes which leads to the temporary cessation of root growth in Citrus.

GIRTON's investigations into the root growth of Citrus seedlings at various temperatures (seedlings were grown in water cultures placed into root thermostates) show the optimum temperature for root growth to be 26°C , the minimum and maximum temperatures to be 12°C and 37°C , resp.

We find most of our results confirmed in a paper by WAYNICK and WALKER (37) who studied 3 varieties and concluded soil temperatures to be the principle factor affecting the growth of Citrus roots. They unfortunately do not state details of the temperatures and intensity of root growth during the winter months. Root growth of high intensity was however observed in spring, and particularly in autumn.

G. SUMMARY

- 1) The development and structure of the root of nine species and varieties of Citrus has been studied.
- 2) PENZIG'S (1887) findings on the structure of Citrus roots have been confirmed in their essentials but have been widened considerably. We state as main results of our anatomical studies:
 - (a) dermacalyptrogen and initial cells of periblem and plerome are not clearly definable from the remaining meristematic tissue;
 - (b) the cells of the piliferous layer often possess strongly thickened cell walls;
 - (c) not or in rare cases only, passage cells are found in the exodermis. The outer tangential wall of exodermal cells is lignified, the radial walls and the inner tangential wall are suberized;

- (d) the endodermis corresponds to what KROEMER called "secondary" endodermis. Its cells become suberized sooner or later, according to variety;
 - (e) the number of xylem strands is no specific varietal character but apparently dependent on the root diameter;
 - (f) lignification of the pith may proceed in various ways which are characteristic for the varieties.
- 3) The following characters have been found to be of taxonomic importance:
- (a) the mode of lignification of the pith;
 - (b) the configuration of the protoxylem strands;
 - (c) suberization in the endodermis;
 - (d) the thickening of walls in the epiblema.

The two characters mentioned last are probably rather variable.

- 4) All the Citrus varieties studied were found to possess root hairs which are however seldom more than 1/10 mm in length.
- 5) The length and degree of development of root hairs as well as the zones of their occurrence have been shown to be directly affected by soil moisture conditions.
- 6) Seedlings of Sweet Lime, Rough Lemon, and Sour Orange have been used to demonstrate that the osmotic value varies considerably with the variety and that it is inversely proportional to the moisture content of the soil.
- 7) A remarkable agreement has been shown to exist between the level of osmotic value of roots and the time of endodermal suberization on the one hand, and the adaptability of Citrus varieties to light soils on the other hand. Those of the varieties studied which have low osmotic values, also exhibit early suberization of the endodermis and will not do well on light soils. The two first-mentioned properties are likely to affect the water supply adversely, while early suberization also helps to avoid loss of water in drying soil.

- 8) Regular observations of root growth, though as yet incomplete, tend to show that the factor limiting the intensity of root growth is constituted in moist winter by the soil temperature, and in dry summer by the soil humidity.

Acknowledgements. The subject of the present investigation has been suggested by Dr. H. R. OPPENHEIMER to whom the author wishes to express his gratitude for the interest continually shown and the advise and help given during the studies for and preparation of this paper. The author is further indebted to Mr. K. MENDEL for his assistance on many occasions, to Dr. Ch. OPPENHEIMER for advise on technique and methods, and to Dr. M. PLAUT for repeated advise and helpful criticism.

REFERENCES.

1. ALTEN, H. v. (1908). Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wurzeln, sowie Bemerkungen etc., Diss. Göttingen.
2. BREWIG, A. (1938). Ueber die Induktion der Permeabilitäts-erhöhungen in Wurzeln. *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.* 51: I. Gen.-Vers. Heft 23—25.
3. COIT, I. (1920). *Citrus Fruits*. New York. 520 pp.
4. ERIKSON, J. (1877). Das Urmeristem. *Pringsh. Jb. wiss. Bot.* 11: No. 3.
5. GILTON, R. E. (1927). The growth of Citrus seedlings as influenced by environmental factors, *Univ. Cal. Publ. in Agr. Sci.* 5: No. 3; 83—117.
6. HABERLANDT, G. (1924). *Physiologische Pflanzenanatomie*. 5. Aufl. Engelmann, Berlin, 670 pp.
7. HALMA and COMPTON. (1936). Growth of Citrus trees. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 34: 80—83.
8. HANNIG, E. (1912). Untersuchungen ueber die Verteilung des osmotischen Druckes in der Pflanze in Hinsicht auf die Wasserleitung. *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.* 30: 194—204.
9. HOLLE. (1876). Ueber den Vegetationspunkt bei Angiospermwurzeln.
10. HUBER, B. (1937). *Fortschritte der Botanik*. Vol. 6.
11. JOERGENSEN. (1879). Beitrag zur Naturgeschichte der Wurzel. Kopenhagen.
12. KISSER, J. (1926). Leitfaden der botanischen Mikrotechnik. Fischer, Jena. 145 pp.
13. KNY, L. (1898). Ueber den Ort der Nachstoffaufnahme durch die Wurzel. *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.*, 26: No. 8.
14. KROEMÉR, K. (1903). Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis, *Bibl. Bot.* No. 59, 146 pp.
15. KROEMER, K. (1935). Tätigkeitsbericht der Geisenheimer Versuchsanstalt.
16. LAVISON, R. de (1910). Du mode de pénétration de quelques sels dans la plante vivante, *Rev. gén. de Bot.* (quoted after PLAUT).
17. MAGER, H. (1932). Beiträge zur Kenntnis der primären Wurzelrinde. *Planta*, 16: 666.

18. MATULA, E. (1933). Saugkraftmessungen bei Obstgehölzen. *Gartenbauwissenschaften*, 5: 399—406.
19. MOHL, (1862). Periodizität des Wachstums. *Bot. Zeitung*.
20. MOLISCH, H. (1921). Die Mikrochemie der Pflanze. 2. Aufl. Fischer, Jena. 434 pp.
21. MOLISCH, H. (1936). Pflanzenanatomie. Fischer, Jena. 128 pp.
22. MYLIUS, G. (1912). Die physiologischen Scheiden. *Bibl. Bot.* No. 79, 114 pp.
23. OPPENHEIM, J. D. (1932). Citrusfrüchte. Bangert, Berlin u. Leipzig. 158 pp.
24. OPPENHEIMER, H. R. (1936). A Citrus root stock trial on light soil. *Hadar*, 9, No. 2.
25. OPPENHEIMER, H. R. and MENDEL, K. (1939). Orange leaf transpiration under orchard conditions. *This journal (Pal. J. Bot. R. Series)* 2: No. 2.
26. PENZIG, O. (1877). Studi botanici sugli agrumi e sulle piante affini. *Annali di Agricoltura*. Roma.
27. PLAUT, M. (1915). Ueber die Verwendung von Gelbglycerin als Holz- und Korkreagens. *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.* 33:133—139.
28. PLAUT, M. (1919). Ueber die morphologischen und mikroskopischen Merkmale der Periodizität der Wurzeln, sowie ueber die Verbreitung der Metakutisierung der Wurzelhaube im Pflanzenreich. *Festschrift d. Landw. Hochsch. Hohenheim*. 129—151.
29. REINKE, J. (1871). Untersuchungen ueber Wachstumsgeschichte und Morphologie der Phanerogamenwurzel. *Bot. Abh. Morph. u. Phys.*, No. 3.
30. RENNER, O. (1929). Bestimmung des Filtrationswiderstandes der Wurzeln. *Jb. wiss. Bot.* 70: 806—838.
31. RESA. (1877). Ueber die Periode der Wurzelbildung. Diss. Bonn.
32. RIMBACH, A. (1928). Endodermiswellung und Casparyscher Punkt. *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.* 46: 424.
33. SCHWARZ, FRANK. (1883). Die Wurzelhaare der Pflanzen. *Arb. d. bot. Inst. Tuebingen*, 1: 135—188.
34. STRUGGER, S. (1938). Ueber die lumineszenzmikroskopische Analyse des Transpirationsstromes in Parenchymen. *Ber. d. Dtsch. Bot. Ges.*, I. Gen. Vers. Heft, p. 14—15.
35. URSPRUNG and BLUM. (1928). Ueber die Lage der Absorptionszone der Wurzel. Zuerich. (quoted after abstract in *Bot. Cbl.*).
36. WALTER, H. (1931). Die Hydratur der Pflanze. Fischer, Jena, 174 pp.
37. WAYNICK, D. O. and WALKER, J. S. (1930). Rooting habits of Citrus trees. *Calif. Citrograph*, 15, No. 5, p. 201.
38. WEBBER, I. E. and FAWCETT, H. S. (1935). Comparative histology of healthy and Psorosis-affected tissues of Citrus sinensis. *Hilgardia*, Vol. 9, No. 2 (Not quoted in text, but an important contribution to the anatomy of Citrus plants).

EXPLANATION OF PLATES

PLATE V.

Fig. 1. Transverse section through stele of a young root during the process of differentiation.

f = Intercellular spaces or cell fusions devoid of protoplasm in phloem initials. (enl. 100 x).

Fig. 2. Transverse section through stele of primary root.

se = suberized endodermal cells; x = xylem strands; lp = lignified pith. (enl. 100 x).

Fig. 3. Transverse section through the root in the secondary stage.

c = cortex parenchyma; b = bast fibres; m = medullary rays. (enl. 100 x).

PLATE VI.

Fig. 1. Transverse section through root epidermis.

e = epiblema; l = lignified walls of exodermis; s = suberized walls of exodermis. (enl. 450 x).

Fig. 2. Transverse section through endodermis with one suberized endodermal cell. s = suberin lamella. (enl. 1000 x).

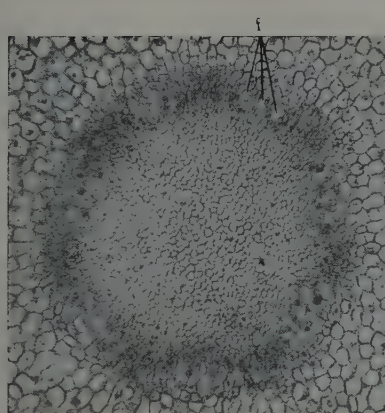


Fig. 1.

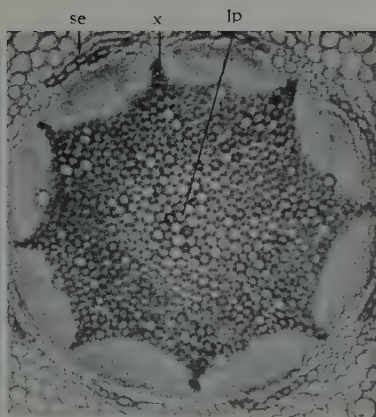


Fig. 2

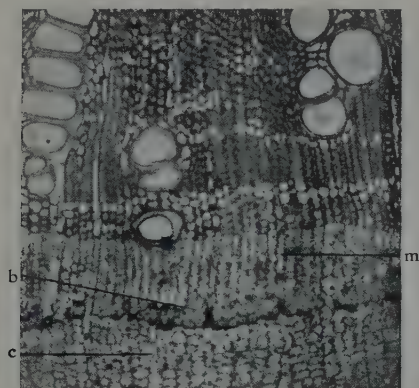


Fig. 3

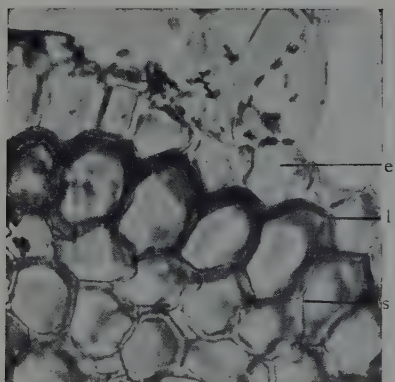


Fig. 1

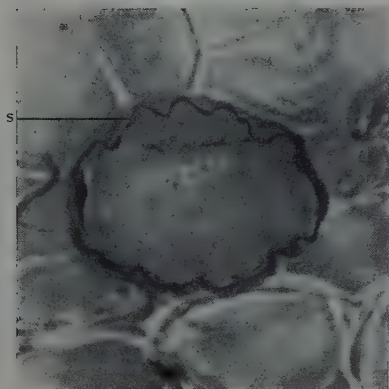


Fig. 2

ETUDES SUR LE PROBLEME DE LA RECONSTITUTION DE CHENAIES EN PALESTINE

PAR H. R. OPPENHEIMER

Division de Physiologie et Génétique appliquées à l'Horticulture, Station
d'Expérimentation Agricole de l'Agence Juive à Rehovot.

INTRODUCTION

On sait qu'en Palestine les forêts qui, à l'origine, recouvraient une grande partie de la plaine côtière et des collines de Cisjordanie et de Transjordanie, ont été en grande partie détruites par l'homme à l'époque historique. Le reboisement rencontre de nos jours des difficultés considérables, d'une part, par suite de la défavorable répartition des pluies, qui, pendant les mois les plus chauds, de Mai à Octobre, sont à peu près inexistantes et parfois mêmes insuffisantes en hiver, d'autre part, par suite de la forte érosion du sol des montagnes.

Parmi les associations qui doivent compter comme climatiques pour le territoire méditerranéen de la Palestine, les Querceta tiennent une place prépondérante du point de vue phytogéographique et économique¹). Il faut considérer trois espèces de chêne comme dominantes de ces associations: *Quercus ithaburensis* Desne., *Quercus calliprinos*

¹) La grande signification du maquis pour la population des pays de l'Est méditerranéen ressort d'un passage de O. SCHWARZ (12): "Daher muss doch alles getan werden, auch den bisher forstwirtschaftlich ueberhaupt nicht beachteten mediterranen Busch in die forstliche Bewirtschaftung mit einzubeziehen, denn die Phrygana ist — was die Pflanzengeographie bisher kaum beruecksichtigte — in den waldarmen Gegenden des ostmediterranen Gebietes wirtschaftlich von gewaltiger Bedeutung. Sie ist Holzversorgungsgebiet, Weideland und Kohlenlieferant in einem und ihre Vernichtung fuehrt zur Veroedung und Verarmung der davon betroffenen Striche".

Webb²⁾, et *Quercus infectoria* (Eig, 1938). De ceci résulte la grande importance de recréer les chênaies, ce qui, jusqu'à présent, rencontre encore de grandes difficultés. Alors que la reconstitution des bois de pins, (surtout du *Pinus halepensis* indigène) réussit assez bien, les résultats obtenus jusqu'à ce jour en ce qui concerne le reboisement des chênaies ont été extrêmement limités. En de rares points du pays seulement, on a pu semer avec succès de toutes petites étendues de *Qu. Suber* et de *Qu. ithaburensis*. Le rapport du "Department of Agriculture and Forests" du gouvernement palestinien, de 1934, dit : "Good results with in situ sowing have been obtained with *Quercus Aegilops* (ssp. *ithaburensis*). "Pour le reste le gouvernement concentre ses efforts dans la création de préservations forestières (en 1934 celles-ci couvraient à peu près 271 lieues carrées) dans lesquelles la permission de paître est restreinte. C'est là que les étendues de garrigues fortement dégradées peuvent se régénérer peu à peu en forêts. (Toutefois l'espoir d'élever des fûtaies est petit, d'après SALE, dans un rapport pour Chron. Bot. 1939) tant qu'un nouvel horizon de sol A, riche en humus, ne s'est pas formé.

Les difficultés indiquées consistent surtout dans :

- 1) la perte rapide de la puissance germinatoire des glands ;
- 2) le danger de leur destruction par les insectes et les mammifères ;
- 3) la faiblesse de la croissance pendant les premières années ;
- 4) l'impuissance des jeunes plantes transplantées, à régénérer suffisamment la racine. (C'est pourquoi beaucoup de plantes sorties de pépinières ne reprennent pas racine), et,
- 5) la grande sensibilité des glands et des plantules à la sécheresse de l'air et du sol. Ceci oblige à prendre des mesures spéciales pendant les premières années, pour combattre les mauvaises herbes et les arbustes concurrents pour l'eau du sol.

²⁾ Une communication de G. N. SALE, Conservator of Forests du gouvernement palestinien, sur l'activité de son département pendant l'année 1938, prouve la grande signification qu'a l'espèce de chêne qui est traitée principalement ici. Il communique au rédacteur en chef de la "Chronica Botanica" de Leiden (Hollande) : "*Quercus coccifera* (nom plus correct *Q. calliprinos* Webb.) which survives widely in the less fertile localities, is the most useful local species, and its management will provide valuable supplies of small timber for agricultural needs".

Depuis 8 ans nous nous sommes occupés de la biologie de la germination et du premier développement du chêne Kermès de l'est méditerranéen et nous récapitulons ici brièvement ce que nous avons établi précédemment à ce sujet. (OPPENHEIMER, 1933 et 1936). En 1933 nous constatons que :

1) Les glands du *Qu. calliprinos**) mûrs en Novembre, germèrent de 74 à presque 100%.

2) La meilleure profondeur d'ensemencement est de 3 cm.

3) Dans des sols a) de sable et b) de craie contenant 80% CaCO_3 , la germination donna presque les mêmes résultats satisfaisants.

4) Lorsqu'on coupe à 10 ou bien à 3 cm de la base la racine pivotante d'une jeune plante avant qu'elle ne soit lignifiée, on arrive à un système de racines amplement ramifiées, qui se développent bien en pots.

5) La peste la plus importante des glands est un charaçon (*Balaninus* sp.)

En 1936 nous avons établi que :

1) Les radicules pivotantes du *Qu. calliprinos* et du *Qu. ithaburensis* atteignent en deux mois, après la germination, une profondeur de plus de 60 cm, quand leur croissance n'est pas entravée par des pierres, etc. En un an le *Qu. calliprinos* a atteint à peu près 80 cm de profondeur et en deux ans et trois mois, 1,62 mètre.

2) Le système des racines a un caractère extensif.

3) La période de croissance la plus intense des racines est au printemps de Mars à Juin, pour le *Qu. calliprinos*. Les périodes de croissance des pousses et des racines coïncident au commencement de la végétation de la 2^e année de vie mais lors de la germination le développement des racines devance de beaucoup celui des pousses.

*) Dans notre première communication nous avons appelé cet arbre *Q. coccifera* L. et signalé son identité avec la variété *calliprinos* (Webb) comme vraisemblable au moins pour une partie de nos arbres-mères. Dans notre deuxième communication nous l'avons désigné en général comme *Q. coccifera* L. var. *calliprinos* (Webb) Depuis lors des recherches de botanistes comme CAMUS dans sa nouvelle monographie auxquels se joint aussi EIG (4) ont conduit à une identification du chêne Kermès palestinien avec le *Q. calliprinos* Webb. Nous en tenons compte ici.

NOUVELLES OBSERVATIONS ET RECHERCHES

Nous allons communiquer maintenant des observations se rapportant à la régénération naturelle des arbres, à leur développement pendant leur première et leur deuxième année d'existence, et aussi des essais de transplantation dans des lits établis pour examiner l'utilité de différentes méthodes de culture en pépinières. Nous parlerons aussi des tentatives de reboisement par transplantation ou bien par ensemencement sur place, expériences faites sur de petites étendues dans les collines de Cisjordanie. Nous décrirons aussi l'examen anatomique des racines, entrepris dans le but de découvrir les raisons anatomiques éventuelles qui rendent si restreinte la possibilité de régénération des racines complètement développées. Enfin nous mentionnerons un essai entrepris pour exciter cette régénération par stimulation chimique.

I. REPRODUCTION SPONTANÉE

Déjà dans notre première communication (1933), nous avons insisté sur le fait suivant: En Palestine on n'a pas l'occasion d'observer, en général, la reproduction du *Qu. calliprinos* par ensemencement naturel. Nous avons ajouté qu'à notre avis l'absence d'un lit de germination capable de conserver l'humidité, en est la cause. Depuis lors cette opinion s'est vérifiée. Lors d'une excursion dans la région méridionale du Carmel nous pûmes faire des observations à ce sujet. En Avril 1933, dans les environs de Bat Shelomo (Umm-el-Djermal) nous eûmes à notre disposition pour nos observations, tous les degrés de dégradation de la forêt méditerranéenne. Sur la pente méridionale de la colline Harbushiye, près de la colonie se trouvent, indices d'anciennes forêts, de vieux exemplaires bien développés de chênes à vallonée, bons porteurs de semences, à côté de buissons dégradés, rongés par des chèvres. Nous ne pûmes trouver de tous jeunes arbres en cet endroit. Bien plus, en observant avec attention tous les endroits proches de ces porteurs de semences, nous ne pûmes y découvrir des arbres âgés de quelques années au moins. Les jeunes pousses qui se trouvaient là provenaient évidemment de vieilles racines.

De cet endroit qui, étant donné son exposition méridionale, aurait dû être défavorable à la germination des glands, nous traversâmes la vallée (orientée OSO-ESE) le long de la route qui mène à

Zichron Jacob, et nous rendîmes dans un maquis situé sur une pente Nord, au Sud de Sheféya. Celui-ci appartient aux peuplements d'arbres les plus luxuriants que nous ayons vus dans le pays. A côté des éléments ordinaires du maquis, on y trouve quelques troncs solides de *Qu. ithaburensis* et de très nombreux buissons de *Qu. calliprinos*. En certains endroits ces buissons sont si touffus qu'on ne peut s'y frayer un chemin qu'avec peine. Les arbustes florissants qui les accompagnent, comme le *Cistus salvifolius*, atteignent presque la hauteur d'un homme. Des lianes, comme le *Clematis cirrhosa*, *Lonicera etrusca*, et *Smilax aspera*, serpentent dans la couronne des buissons hauts de plusieurs mètres.

Au bord du maquis, les glands du chêne Kermès *Qu. calliprinos*, étaient en général morts; cependant il s'en trouvait également certains encore vivants, qui montraient les signes d'une germination commencée mais interrompue: la radicelle avait commencé à croître, pourtant sans faire éclater la semence; les cotylédons montraient, comme signe de début de mobilisation de la réserve alimentaire, la formation d'anthocyane à leur base, mais le manque de précipitations suffisantes avait bientôt interrompu le procès de germination. Lorsque nous entrâmes plus profondément dans le taillis, nous trouvâmes que l'emplacement des buissons était couvert d'une couche noirâtre de sol de forêts. Les débris de cupules des glands et les feuilles à moitié pourries qui s'y trouvaient, prouvèrent qu'il s'y formait un humus pendant les saisons humides. Et ici, à l'ombre des branches qui s'élançaient à une hauteur assez faible du sol, nous trouvâmes un nombre considérable de plantules saines, qui provenaient de l'hiver à peine fini, à côté de plantules de l'année précédente ou d'années plus éloignées encore. Nous avons des raisons d'admettre que les plantules du chêne Kermès n'ont été que très rarement, ou même jamais, observées dans la nature en Palestine: les maquis méditerranéens n'ont été conservés aussi épais qu'en de trop rares endroits pour qu'un renouvellement naturel ne fût possible*).

*) Nous devons ajouter que nous n'avons jamais observé de plantules de chênes sur les pentes Nord du mont Hettari, qui est situé au Sud de Bath Shelomo, et qui est recouvert d'un maquis bien développé, avec comme espèces caractéristiques les *Qu. ithaburensis* et *Qu. calliprinos*.

Cependant il est remarquable qu'en 1939, Monsieur ITHAMAR LEWITE de Bath Shelomo observa, datant de l'hiver précédent, des plantules de *Qu. ithabu-*

Ajoutons encore qu'en dehors des jeunes chênes signalés, on trouva des plantules d'éléments typiques des maquis suivants: *Olca europaea* var. *Olivastrum*, *Calcyatome villosa*, *Styrax officinalis*, *Pistacia lentiscus*, *Asparagus acutifolius*, *Clematis cirrhosa*, *Lonicera etrusca*, *Ruscus aculeatus*. Nous pouvons donc admettre comme prouvé que, si les chênes ne germent pas (et ceci est analogue à ce qui se passe pour d'autres éléments du maquis) il faut l'attribuer aux raisons suivantes: d'une part il manque un lit de germination naturel qui garde en réserve une quantité suffisante d'eau de germination pour la durée de l'hiver, et dont la terre soit assez légèrement tassée pour assurer un certain enfoncement des glands; d'autre part le chêne est excessivement sensible à une perte d'eau, caractéristique propre à tous ses tissus, et spécialement à ses fruits peu résistants.

2. EXTINCTION DE LA CAPACITÉ DE GERMINATION AU PRINTEMPS

En ensemençant à différentes époques, nous avons pu prouver que l'extinction de la capacité de germination correspond exactement avec la fin de la période des pluies d'hiver. Des glands que nous avons semés à Jérusalem le 30.I.1933, donnèrent encore d'excellents résultats: 93,5% des fruits semés germèrent, ce qui peut être comparé aux meilleurs résultats obtenus l'année précédente. Le 28.II.1933 à Bath Shelomo, des glands semés donnèrent toute satisfaction. Des glands de forme allongée donnèrent des chiffres de germination de l'ordre de 86,6%; ceux de forme plus courte et plus grosse, 69%. Mais au début de Mars, lorsque la période des pluies eut été terminée, et après que les premiers sirocos fussent apparus, de nouveaux ensemençements une première à Bath Shelomo le 8.III. et une deuxième à Jérusalem le 27.IV. avec des glands, récoltés le 14.IV., entre Zichron Jacob et Bath Shelomo, ne donnèrent aucun résultat. A cette époque périssent tous les glands qui n'ont pas été précédemment détruits par des parasites. En été on ne trouve plus de glands vivants.

rensis sur les pentes méridionales de la colline Harbushiyé déjà mentionnée. Ils se trouvaient, comme nous pûmes nous en convaincre, clairsemés à raison de 20 à 40 par arbre-mère, exclusivement sous les branches des arbres qui s'élevaient à une hauteur d'environ 2 mètres du sol. Nous supposons que deux facteurs sont responsables du succès de cette régénération spontanée: l'abondance des pluies de la saison hivernale de 1938/39, et le fait que des vaches (et non des chèvres qui étaient écartées de cet endroit) avaient, en y passant en hiver, couvert les glands de petites pierres mélangées à de la terre.

Puisqu'ils mûrissent en Novembre, au commencement de la période des pluies, et qu'ils meurent en Mars, lorsqu'elle finit, nous pouvons dire que les glands semblent très bien adaptés, en ce qui concerne l'écologie de leur germination, aux conditions des saisons humides.

3. LE DÉVELOPPEMENT DES PLANTULES PENDANT LA PREMIÈRE ET LA SECONDE ANNÉE

A la page 360 de notre première communication, nous avons décrit quelques essais de transplantation entrepris avec de très jeunes plantules, à Nes-Tsiona, (plaine de Jaffa). On cultiva ces plantules en pots, avec mottes de terre, jusqu'à l'âge d'un ou deux ans, pour le reboisement. Déjà en 1931 (12, p. 8), et à nouveau en 1936, (22, p. 112) WERTZ établit le fait qu'en Palestine, pour reboiser les forêts, les plantes à mottes sont préférables aux plantes sans mottes. La transplantation fut entreprise tôt pour forcer la pousse des racines latérales ou adventives tant que le tissu de la racine principale n'était pas encore lignifié. Nous avons expliqué dans l'article cité que, d'un côté, nous nous servîmes de pots for profonds (25 cm de profondeur, et un diamètre de 12 cm sur le rebord et de 8 cm en bas), mais d'un autre côté nous employâmes de petits pots ordinaires de 10 cm de diamètre. Nous avons aussi déjà dit que la formation des racines donna les résultats espérés. Nous avons encore à décrire dans quel état se trouvèrent les plantes un an après qu'elles furent semées et 10 mois après leur transplantation, lorsque nous les examinâmes le 8.XII.1932.

1. *Etat général*

La position en un endroit protégé des vents, l'enfoncement dans la terre, l'arrosage abondant pendant l'été, rendirent possible un bon développement des plantes. On remarqua de suite que les plantules de "chênes des chèvres"¹⁾ originaires des buissons du *Qu. calliprinos* des environs de Sichron Jacob, avaient dépassé de beaucoup en hauteur les plantules du même âge provenant du "chêne de fûtaies" du Carmel. Le développement de ces dernières était tellement peu avancé qu'il sembla peu avantageux de les cultiver en vue de reboisement. Dans les petits pots ne vivaient plus que 30% des plantes.

¹⁾ Types de buissons du *Quercus calliprinos* Webb. appelés ainsi par les fellahs des environs.

TABLEAU I.
Aperçu sur les mesures des jeunes chênes (Qu. calliprinos
Webb) un an après l'ensemencement (Nes-Tsiona 8.XII.1932).

	Hauteur du tronc(cm)		Diamètre à la base du tronc(cm)		Nombre de rameaux dépassant 3 cm de longueur		Pourcentage des petits arbres ayant formé des rameaux de plus de 3 cm	Longueur moyenne des trois plus grands rameaux
	Moyenne	Maxima	Moyen	Maximum	Moyen	Maximum		
a) Chêne de fûtales du Carmel.								
1) En grands pois								
Racines pincées à 10 cm	8,6	12,5	3,3	4,0	0,2	3	10	0,8
Racines pincées à 3 cm	9,7	14,0	3,5	4,7	0,2	2	10,7	1,4
2) En petits pois								
Racines pincées à 3 cm	7,1	11,5	3,1	3,5	0	0	0	0
b) Chêne de chèvres de Zichron Jacob								
1) En grands pois								
Racines pincées à 10 cm	20,5	35,5	4,5	6,2	1,3	8	51,6	11,8
Racines pincées à 3 cm	16,0	32,0	4,2	5,7	0,8	3	40,0	5,6
2) En petits pois								
Racines pincées à 3 cm	18,6	33,5	4,3	6,0	1,6	6	65,2	10

Dans les grands pots, le pourcentage était plus élevé mais le développement était également faible. Il semble justifié peut-être de chercher la cause du faible développement de ces plantes dans la vieillesse des arbres-mères du bois sacré du "chêne des Quarante" sur le Carmel. Dans la littérature botanique il ne manque pas d'indications selon lesquelles les descendants de vieux arbres seraient doués de beaucoup moins de vigueur de croissance que ceux provenant de jeunes arbres de la même espèce. Comme le montre notre tableau 1, les troncs des "chênes des chèvres" atteignent en moyenne une hauteur relative 100% plus grande. La surface de la coupe transversale du tronc surpasse en moyenne d'à peu près 70% celle du "chêne de fûtaies"; on peut facilement calculer ceci d'après les données que l'on a sur le diamètre. La ramification du "chêne des chèvres" semble aussi remarquablement plus forte. En comparant les valeurs maxima, les différences sont encore plus frappantes. Le "chêne des chèvres" le plus fort, haut de 35,5 cm, dépasse le plus grand "chêne de fûtaies" (14 cm) de 2,5 fois sa hauteur. Les expériences étaient faites de telle sorte que dans les pots profonds le pincage des racines était fait en partie à 3 cm et en partie à 10 cm. Dans les petits pots, un pincage n'était possible qu'à 3 cm. Ici il n'y a donc pas de point de comparaison avec des arbres dont la racine principale a été moins pincée.

On peut déduire de ce tableau que les chênes en grands pots n'ont pas l'avance considérable espérée, sur les chênes en petits pots. Ceci s'explique par le fait que dans les petits pots, les racines ont pénétré à travers le trou de drainage, alors que pour les grands pots ceci ne fut le cas que dans une proportion beaucoup plus petite. Les plantes dans les petits pots pouvaient ainsi développer leurs racines dans une couche de terre moins exposée à des fluctuations de température et d'humidité et pouvaient se développer librement. Ceci était également très favorable au développement des organes se développant au-dessus du sol.

Les années suivantes, des résultats analogues prouvèrent que le développement dans la première année, tel qu'il se montra ici, est caractéristique pour des produits de pépinière. Ainsi au cours d'expériences faites avec des semences à Rehovot (1937/38), des plantules de *Qu. calliprinos* atteignirent en été, avec irrigation occasionnelle, une hauteur de 6—20 cm, et une épaisseur de tronc de 2,4—5,7 mm. La grandeur du gland semble jouer un grand

rôle dans la mesure atteinte à la fin de la première année, parce que la nourriture provenant de grands glands donne un développement plus fort aux plantules. De plus, cette circonstance pourrait aussi jouer un certain rôle dans les différents développements du chêne des chèvres et du chêne de fûtaies. Ces derniers avaient en général de petits glands. Comme la croissance au-dessus du sol pendant la première année a lieu principalement pendant les premiers mois après la germination, puis est arrêtée jusqu'en hiver, on comprend sans plus de difficultés une pareille influence du gland-mère. Des chênes de *Qu. calliprinos*, qui furent cultivés à Jérusalem, dans les caisses d'une galerie de racines, et qui furent souvent arrosés, atteignirent de plus grandes dimensions (16—33 cm) dans leur première année.

Le développement dans la s e c o n d e a n n é e, quand les arbres forment généralement des rameaux latéraux sortant des aisselles supérieures, est également faible, et se présente différemment suivant les soins, l'irrigation et l'endroit où les arbres se trouvent. Des *Qu. calliprinos* semés à l'endroit même, et non arrosés, atteignirent à Zichron Jacob, après 2 ans, une hauteur d'à peine 15 cm, malgré la lutte contre les mauvaises herbes. Au contraire des chênes calliprinos, provenant de Zichron atteignirent à Nes-Tsiona une hauteur de 17—72 cm et une épaisseur de tronc de 8,1—12,6 mm. après deux ans de cultures en grands et larges pots avec de bons soins de pépinière.

Dans les mêmes conditions les plantules de chêne de fûtaie restèrent plus faibles. La plupart n'atteignirent après deux ans qu'une hauteur de 15 cm, alors que certains grandirent jusqu'à 50—60 cm, avec une épaisseur de tronc de 7,4—10,4 mm. Un chêne calliprinos de notre orgue à racines (OPPENHEIMER, 1936) à Jérusalem était haut de 48 cm après deux ans.

En général, le développement des plantules de même origine et de même âge que celles cultivées à Nes-Tsiona, était plus faible à Jérusalem que là-bas. Ceci est valable pour la culture en pots, soit remplis de la terre rouge résultant de la désagrégation de bancs de silex du Mont des Oliviers, ou des terres calcaires sénoniennes composées d'à peu près 80% de carbonate de chaux et défavorables au développement des chênes. Dans le premier cas, nous trouvâmes à la fin du deuxième été des hauteurs variant de 7 à 13 cm, dans le second, de 7 à 21 cm. Nous ne pouvons pas décider jusqu'à quel

«legré ce maigre développement reposait sur des causes macro - et microclimatiques, ainsi que sur des causes édaphiques, et jusqu'à quel degré on peut l'expliquer par le fait que moins de soins furent apportés aux plantes à Jérusalem, surtout pendant la première année.

4. VALEUR FORESTIERE DE PLANTULES ÉLEVÉES DE FACONS DIFFERENTES

A) *Essais de transplantation en pépinière*

Comme nous l'avions décrit dans notre première communication (p. 360—361), nous avons essayé d'introduire dans la pratique forestière la culture en pots du *Qu. calliprinos* en pinçant la racine pivotante encore non lignifiée. A cet usage on employa en partie des petits pots d'environ 10 cm de largeur et de profondeur, comme ceux qu'on emploie en Palestine par exemple pour la culture du Cyprès ou du *Pinus halepensis*, en partie les profonds pots à fleurs décrits, desquels nous nous promettions de bons résultats. Sans aucun doute ces derniers pots ne pouvaient entrer en ligne de compte pour une culture à grande échelle, à cause de leur prix élevé, et les petits pots également semblaient assez chers. C'est pour cette raison que, depuis 1932, nous avons directement repiqué les plantules âgées de quelques semaines avec racines pivotantes pincées à 3 cm en lits approfondis, comme on a l'habitude de les établir en Palestine pour la culture des plantules de Citrus pendant leur première année. Nous les avons déterrées l'hiver suivant, pourvues en général d'un système de racines fort bien ramifiées. Cette méthode fut aussi appliquée en 1934 sur le *Qu. ithaburensis* et pendant l'hiver 1935/36 des plantules cultivées de cette façon furent mises à la disposition du gouvernement, de l'Université Hébraïque et de particuliers, pour être plantées à demeure. Cette méthode de culture en lits avait permis au département forestier du gouvernement grâce à l'économie des dépenses pour les pots et grâce à la petite quantité d'eau exigée par les plantes, de réduire considérablement ses dépenses pour la culture des *Pinus halepensis* âgés d'un an (à peu près jusqu'à trois mils par pièce) de sorte que nous espérions obtenir des résultats analogues avec les chênes.

Ce développement en lits approfondis a le désavantage suivant : les racines adventives qui sortent du bourrelet de la surface coupée, après pincage de la racine pivotante primaire, peuvent croître en profondeur sans empêchement. Il en résulte une faible garniture de

racines fibreuses. Pourtant on sait que ces racines des chênes sont richement garnies de racines fibreuses lorsque la croissance apicale est affaiblie, soit par arrangement des objets placés horizontalement qui empêchent leur croissance verticale, soit par culture en pot, soit par courbure artificielle ou par un nouement dans la racine pivotante. Rossi insiste sur le fait que pour les chênes qu'il a examiné, on obtient par repiquage, sans de pareils traitements (méthode BURCKHARDT) des racines pivotantes secondaires poussant vite en profondeur que l'on pince loin de la région d'allongement lorsque plus tard on les déterre pour reboiser; leur tendance à une régénération de la racine n'est pas beaucoup plus forte que celle des racines pivotantes non ramifiées des plantules qui n'ont pas été repiquées.

Comme nous ne pouvions pas espérer d'obtenir de bons résultats en plantant directement à l'endroit sans soins spéciaux et surtout sans irrigation, nous commençâmes des essais de transplantation en pépinière avec les plantes cultivées en pépinière en pots ou dans des lits approfondis. Les plantules âgées d'un ou deux ans furent plantées près du lieu de leur première culture de nouveau dans des lits ou dans un sol plat et facile à arroser. Après transplantation elles furent arrosées à plusieurs reprises. Un premier essai de ce genre, avec transplantation à demeure, fut entrepris le 8 décembre 1932 sur une colline des environs de Nes Tsiona. Le sol y était formé d'un sable-rougeâtre, un peu argileux. La situation exposée était un peu adoucie à l'ouest grâce à de jeunes cyprès qui arrêtaient le vent.

A cet effet on se servit uniquement de jeunes chênes âgés d'un an de deux provenances différentes, chênes dont nous avons déjà parlé, à savoir: le chêne de fûtaies du Carmel et le chêne des chèvres de Zichron. Ces chênes avaient été cultivés en partie en grands et en partie en petits pots; on les avait, dès leur germination, mis en pots après les avoir pincés au préalable en partie à trois ou bien à dix centimètres. Lors du transplantage la motte de terre fut conservée pour certains et détruite pour d'autres. Quant aux plantes cultivées en petits pots, les racines pivotantes qui avaient poussé en profondeur à travers le trou du pot furent pincées à la hauteur du pot (à peu près 7 cm.) ou bien à 20 cm. du col de la racine. Le tableau II montre le genre et le nombre des petits chênes transplantés et les observations sur l'état des arbres, 45 et 267 jours après leur plantation. Les soins consistaient en des arrosages donnés de temps en temps.

TABLEAU II.

Observations sur les résultats de transplantation à Nes-Tsiona de plantules de *Quercus calliprinos* âgées d'un an (1932/33).

Nombre	Provenance des fruits	Longueur des radices(cm) laissées lors de l'empotage en Févr. 1933	Genre des pots à la première culture	Traitement de la motte en transplantant	Données sur le pincage de la racine pivotante en plantant	Vivants et sains le 22. 1. 33		Vivants et sains le 1. 9. 33	
						Nombre	%	Nombre	%
10	Carmel	3	petits	brisée	?	9	90	0	0
20	Zichron Jacob	3	"	conservée	à 20 cm	20	100	8	40
21	"	3	"	"	à 7 cm	20	95	2	10
20	"	3	"	brisée	à 20 cm	10	50	0	0
10	"	10	grands	conservée	non pincée	9	90	1	10
10	"	3	"	"	" "	10	100	0	0
10	"	10	"	brisée	" "	5	50	0	0
10	"	3	"	"	" "	8	80	1	10

TABLEAU III.

Expérience 1935 A (6.II.1935).

Influence de différentes intensités de pincage des racines et d'exposition à l'air sur le résultat de transplantation pour les chênes *calliprinos* repiqués âgés d'un an.

Nombre des arbres plantés	Longueur des racines laissées (cm)	Durée d'exposition (min.)	Nombre d'arbres		
			Sains, sans perte de feuilles le 23. 2. 35	Vivants, en partie après nouvelle croissance le 9. 5. 35	Vivants le 4. 10. 35
18	20	1	7	5	5
21	10	1	3	2	2
20	20	5	2	6	2
18	10	5	3	3	2
19	20	15	2	6	2
22	10	15	2	4	0

De ce tableau on déduit que :

1) les chênes d'un an plantés en conservant la motte de terre entière étaient supérieurs à ceux plantés après destruction de la motte.

2) les grands pots ne donnèrent pas de meilleurs résultats que les petits.

3) Il était avantageux de laisser une longue racine aux plantes pourvues de leur motte de terre et provenant de petits pots, alors que

4) le pincage préalable des racelles des plantules à 3 ou 10 cm ne semble être plus tard d'aucune importance.

5) Les arbres (sauf ceux de la 4^{ème} et 7^{ème} catégorie du tableau) résistèrent bien, tant que la température était humide et froide, alors que plus tard, pendant l'été sec et chaud, les plantes périrent en masse et il n'y a que la deuxième catégorie qui fut plus ou moins épargnée. Dans la suite, d'autres plantes moururent encore. Le 2.I.1934 nous ne trouvâmes qu'un total de 4 arbres en vie.

Des expériences exécutées avec des plantules de Zichron de l'hiver 1932/33, (dont la racelle avait été pincée à 2—3 cm, et repiquée en pot ou transplantée en lit approfondi) montrèrent que la transplantation du chêne calliprinos ne réussit plus bien au printemps, lorsque la température devient chaude. A Jérusalem le 15. et le 22. — 23.III, ces plantules furent repiquées en petits pots remplis de terre calcaireuse et placées dans la demi-ombre d'un treillis de lattes. Une autre partie du même matériel fut repiquée en lits approfondis (également terre calcaire) le 2.IV.33. Dans les deux cas le développement des plantes fut mauvais. Des 108 plantes de pots, il n'en restait le 21.V. que 58 en vie, et fin juin 40 à 45 seulement, malgré l'irrigation tous les deux jours et la demi-ombre pendant les heures les plus chaudes. Les plantules repiquées en lits approfondis se développèrent aussi péniblement. A Nes Tsiona, un repiquage de cette espèce, dans une terre sablonneuse, le 19 février 1933, par température hivernale, donna d'excellents résultats. La plupart des plantes repiquées avec une racine pivotante soit de 3, soit de 5 cm de long, supportèrent l'été et purent être employées pour des essais de reboisement l'hiver suivant. Au contraire, les résultats d'un repiquage en lits approfondis le 20 mars 1933 furent excessivement

mauvais. La plupart des plantes se desséchèrent jusqu'au 13.V. parce que la régénération de la racine n'était pas suffisante. Nous ne savons si c'est la lignification avancée de la racine ou la plus grande puissance d'évaporation de l'atmosphère qui joue le rôle principal dans la trop minime régénération des racines dès le printemps.

Ajoutons que le 9.XII.1932 à Nes Tsiona, nous transplantâmes des plantules âgées d'un an, qui n'avaient jamais été transplantées, avec des racines non ramifiées pincées à environ 20 cm, en partie dans des lits et en partie dans un petit bois, entre des chênes d'Alep âgés de 5 ans. Ils périrent presque tous déjà jusqu'au 28.IV. Pendant les années suivantes nous avons fait des expériences analogues avec du matériel correspondant. Les premiers jours après la transplantation les feuilles brunissent, surtout pour les exemplaires robustes, et les plantes meurent presque toujours malgré une riche irrigation, puisqu'il ne s'en suit aucune ou même une très faible formation de bourrelet cicatriciel et de racines.

Pendant l'hiver 1933/34 nous avons cultivé un grand nombre de chênes calliprinos, dans la Station de Recherches Agricoles à Rehovot, en partie dans des petits pots, en partie dans des lits de repiquage, dans du sable argileux. Pendant l'été 1934 ils furent cultivés dans la demi-ombre d'une plantation de cyprès et se développèrent bien, de sorte que pendant l'hiver 1934/35 on put les employer pour des essais de transplantation. Les plantes de lits avaient régénéré des racines pivotantes secondaires solides sortant du bourrelet cicatriciel de la racine; ces racines pivotantes n'étaient que faiblement munies de racines fibreuses. Chez les plantes en pots, une ou deux de ces racines adventives avaient poussé en profondeur à travers le trou de drainage du pot; le reste avait, pendant la croissance, contourné plusieurs fois le fond du pot et s'était fortement garni de racines fibreuses.

Par l'expérience de 1935 A avec les plantes de lits, entreprise le 6 février 1935, nous essayâmes de décider si: 1) la longueur à laquelle on pince ces racines adventives et 2) le temps de l'exposition à l'air pendant la transplantation, jouent un rôle important dans les mauvais résultats de la culture. On combina deux variantes du raccourcissement des racines à 10 et à 20 cm de longueur, avec trois variantes de l'exposition à l'air et à l'ombre pendant 5, 10, et 15

minutes. Les petits arbres furent de nouveau transplantés en lits approfondis, puis arrosés et bêchés selon leur besoin.

Le tableau III montre les résultats de cette expérience.

De ce tableau on déduit que :

1) Les résultats de transplanation avec ces plantes de lits approfondis sont fort mauvais : de 118 plantes, 13 seulement survécurent, soit 11% après le premier été, malgré la culture dans un endroit ombragé et l'irrigation et le piochage occasionnel.

2) Lorsqu'on laissa une racine plus longue, les résultats furent meilleurs que lorsqu'on pinça fortement la racine (comparez le nombre des plantes vivantes le 9.V. après nouvelle croissance d'une partie des plantes ayant souffert de la perte des feuilles).

3) Le temps de l'exposition à l'air pendant les après-midi d'hiver, dans les limites choisies pour cette expérience, ne semble pas chose à négliger : les plantes qui avaient été exposées le moins, donnèrent le plus grand nombre de survivants comme résultat final.

Lorsque les petits arbres de cette expérience furent déterrés plus tard, on put constater que, chez les plantes mortes, aucune régénération de la racine n'avait eu lieu, et chez les plantes survivantes, elle avait été extraordinairement faible. Il ne pouvait presque pas être question d'une croissance en hauteur ou d'une augmentation du diamètre du tronc.

Dans une expérience commencée le 11 février 1935 (1935 B) 147 plantes de *Qu. calliprinos*, âgées d'un an, furent, après destruction de la motte de terre, trempées pendant quinze minutes, certaines dans de l'eau, les autres dans une solution 1/5000 de "Ceresan"¹⁾, puis plantées dans un endroit ombragé dans des lits approfondis. Après transplantation elles commencèrent par réussir fort bien. Le 23 février nous ne trouvâmes que 4 arbrisseaux abîmés mais dans le courant de Mars déjà, les feuilles de beaucoup d'exemplaires brunirent. Le 1er avril les feuilles étaient mortes chez la moitié des plantes, et endommagées chez 30 autres. Le 9.V., 82 plantes étaient déjà mortes, le 4.X. 117, de sorte que 30 plantes seulement, soit 20%, supportèrent l'été. Ceci montra donc que, malgré leurs nombreuses racines fibreuses, les plantes souffrirent beaucoup de la destruction

¹⁾ La différence entre les deux traitements était peu importante.

de leur motte de terre, et il en résulte de plus que des plantes en pots, ayant leur motte détruite, ne sont pas bonnes pour le reboisement.

Dans une autre expérience commencée le 23.II.1935, (1935 C) nous examinâmes les résultats de transplantation dans le même lit, de 3 catégories de plantules de *Qu. calliprinos* traitées différemment :

a) Hors de pots, avec motte de terre entière, d'environ 8 cm de longueur, et avec une racine pivotante de 20 cm (18 arbrisseaux) ;

b) Hors de pots, avec également une racine pivotante de 20 cm mais avec motte détruite (20 arbrisseaux) ;

c) Hors de lits approfondis avec racine ramifiée pincée à 20 cm du col de la racine comme dans l'expérience A (41 arbrisseaux).

Le I.IV. nous notions les degrés suivants de chute ou de brunissement des feuilles (le premier symptôme d'un dommage causé aux arbres par leur transplantation) : dans la catégorie a), 0%, dans la catégorie b), 50%, dans la catégorie c), 90%. Le 9.V. nous trouvâmes morts ou fort endommagés dans la catégorie a) seulement 6%, dans la catégorie b) 20%, dans la catégorie c) 22%, et à la fin de l'été (4.X.) survivaient dans la catégorie a) 78%, dans la catégorie b) 35%, dans la catégorie c) 51%. Cette expérience, comme celle que nous avons décrite plus haut de 1932/33, à Nes Tsiona, montrait la supériorité évidente des plantes en pots transplantées avec leur motte de terre entière, sur les plantes en pots transplantées sans motte et sur les plantes cultivées d'abord en lits.

Lors de l'éradication des arbres de l'expérience du 29.XII. 1935, on put constater que l'ensemble des racines absorbantes qui préexistaient dans le pot s'étaient peu développée en pleine terre bien qu'elles ne mourussent pas. La formation nouvelle de racines provenait surtout des racines pivotantes qui avaient poussé hors du pot la première année et avaient été ménagées lors de la transplantation. Les plantes à motte de l'expérience C n'atteignirent, après deux ans de culture, qu'une hauteur de 12 à 19,5 cm avec un diamètre du tronc de 2,9 à 5,0 mm, résultat misérable pour des chênes cultivés à la façon des pépinières. Il semble qu'on peut en déduire que la transplantation qui a une influence fortifiante sur des plantes qui font facilement des racines, agit au contraire d'une façon affaiblissante sur les essences à bois dur qui se régénèrent difficilement.

Résumé. Les expériences décrites dans ce chapitre, montrent que des chênes calliprinos âgés d'un an et transplantés se développent mal après transplantation et, même en grande partie ne survivent pas au premier été malgré des soins semblables à ceux des pépinières, une irrigation spéciale et un endroit ombragé. Les plantules cultivées en pots avec un système de racines ramifiées supportent relativement le mieux la transplantation à condition que leur motte de terre et leur racine pivotante soient soigneusement conservées.

5. ESSAIS DE REBOISEMENT AVEC LE QUERCUS CALLIPRINOS

Comme les premiers essais de transplantation déjà n'avaient pas réussi, on pouvait s'attendre à ce qu'une transplantation directe à demeure ne donnerait que peu de résultats. Nous fîmes d'abord une expérience de ce genre le 23.I.1934 (au lendemain d'une forte pluie), dans les bois du Fond National Juif à Kiryath Anavim, à peu près à 600 m. au-dessus du niveau de la mer, situés à l'ONO de Jérusalem. Monsieur JOSEF WERTZ, directeur du département forestier du Fond National, mit à notre disposition un morceau de terrain à sol lourd en un endroit protégé, sur une pente d'exposition S, au milieu d'un bois de pins d'Alep âgés d'à peu près 8 ans, et d'arbres feuillus. En cet endroit nous plantâmes 60 plantes de lits âgées d'un an et 42 plantes à motte âgées de deux ans (chênes du Carmel de grands pots) ainsi qu'un nombre de plantes à motte d'un an (chênes des chèvres de petits pots). Nous plantâmes ces arbres dans des trous d'à peu près 40 cm de largeur, longueur et profondeur, (en-dessous se trouvaient des roches calcaires). Pendant le transport de Nes Tsiona à Kiryath Anavim on prit de grandes précautions pour garder les racines humides; le matériel des plantes, surtout celles de lits, avait de très belles racines. C'est intentionnellement que nous entreprîmes si tôt la transplantation, à peu près 3 mois avant la fin de la période des pluies, pour permettre aux arbres de croître à l'endroit même encore pendant la saison humide et fraîche, puisque, dans des conditions forestières il ne peut pas être question d'arroser de jeunes arbres.

Le résultat ne fut malheureusement pas satisfaisant: Alors qu'en Avril les plantes se portaient en général encore bien, lors d'une visite le 12.VI.1934, nous les trouvâmes dans un très mauvais état. Tous les arbres, sauf 3, semblèrent desséchés. (D'ailleurs ceux-ci aussi moururent jusqu'à la fin de l'été).

Nous décidâmes d'entreprendre une autre expérience de cette sorte en 1935. Des observations que nous fîmes dans les montagnes de Judée surtout dans le Wadi-Es-Sarar près du chemin de fer Jaffa-Jerusalem entre Artûf et Deir-esh-Sheikh et près de Kiryath Anavim ainsi qu'à l'est du chemin Artûf-Bet Djibrin, nous portèrent à penser que l'exposition de la pente joue un rôle très important dans la reproduction naturelle des Querceta. On ne trouve en général un développement luxuriant du maquis que dans une exposition N et O, alors que les pentes E et S semblent beaucoup plus éclaircies mais on ne peut déterminer jusqu'à quel point ces éclaircies proviennent d'une intervention humaine. Nous eûmes des impressions semblables dans la région du Carmel : entre Zichron Jacob et Bath Shelomo, les pentes d'exposition N du côté méridional de la vallée sont encore aujourd'hui couvertes en partie d'arbustes merveilleusement développés ; alors que du côté N avec ses pentes d'exposition S on ne trouve toujours que des étendues très parsemées de *Ceratonia Siliqua* et de *Qu. ithaburensis*.

Sur les pentes NE du Carmel nous vîmes également des choses semblables. Les vallées creusées par l'érosion sur la pente, portent un maquis plus luxuriant (en général Querceta) du côté d'exposition NO que du côté d'exposition SE. Même à Chypre (côté N du mont Troodos), sur la route de Kykkos à Stavros-tis-Psochas, il nous sembla que les forêts du *Qu. alnifolia* Ky. étaient plus luxuriantes à l'exposition O et dans l'angle aigu formé par la pente septentrionale, et les rayons du soleil à midi, qu'à l'exposition E et à des endroits plus exposés au rayonnement du soleil.

Ces observations géobotaniques s'accordaient tout-à-fait avec les résultats de nos expériences décrites ici et dans notre seconde communication, d'après laquelle les chênes méditerranéens étudiés par nous sont très sensibles à la sécheresse.

Si, après la mauvaise réussite de Kiryath Anavim nous voulions travailler dans un autre endroit avec plus de succès il nous fallait choisir une région à précipitation plus abondante, plus proche de la mer, et une exposition mieux appropriée.

Une occasion favorable se présenta à nous lorsque, en 1935, la famille Aaronsohn à Zichron Jacob (pluie moyenne de 700 mm), mit à notre disposition pour une expérience de reboisement, une pente

exposée vers le N avec un bon sol brun formé par la désagrégation de la dure chaux cénomaniennne blanchâtre dont les montagnes sont formées à cet endroit. C'est là que nous plantâmes 100 plantules de *Qu. calliprinos* âgés d'un an, toutes provenant de notre culture de Rehovot. Malheureusement les mottes de terre souffrirent un peu du transport parce que la terre sablonneuse maintient mal les mottes, circonstance qui, d'après les expériences établies dans le chapitre précédent, devait donner de mauvais résultats. Ainsi qu'à Kiryath Anavim, la plantation fut préparée avec beaucoup de soins: le sol situé auprès de la pente fut labouré après qu'on eût enlevé les buissons; les parties plus abruptes furent binées et les buissons qui y poussaient, tels que *Pistacia*, *Rubus*, *Cistus*, *Poterium*, furent enlevés sur une circonférence de 50 cm de rayon autour des jeunes plantes. On creusa également des trous analogues à ceux qu'on creuse pour les ceps de vignes. Monsieur l'ingénieur agronome Y. Socolovitz entreprit la plantation le 24—28.I. 1935. La pluie tomba le 24 et le 30.I. La saison et la température pouvaient être considérées comme très favorables.

Pour améliorer les résultats, les petits arbres furent arrosés deux fois vers la fin de la période des pluies au commencement de la saison sèche. Pourtant des plantes moururent, et comme précédemment, des exemplaires sans motte de terre, plutôt que des exemplaires avec motte. Le 28.IV., 76% des plantes à motte et 40% des plantes de lits survivaient. Le reste était mort ou dans un état douteux. Lors d'une visite le 16.V. le dessèchement avait fait de nouveaux progrès. Il ne pouvait presque pas être question d'un nouveau développement des arbres. Malgré de bons soins et une deuxième irrigation au cours de l'été, presque toutes les plantes périrent jusqu'en automne; le 20.IX. nous ne trouvâmes plus que 5 plantes en vie. Ainsi cette expérience qui avait été préparée et exécutée avec soins, dans une région d'où le *Qu. calliprinos* est originaire, n'avait pas réussi.

La circonstance suivante semble également intéressante: le seul chêne qui survécut sur la surface profondément labourée du pied de la pente se trouvait à l'ombre d'un exemplaire très touffu de *Hypericum crispum* L., alors que les autres étaient librement exposés aux rayons du soleil.

L'année suivante nous expérimentâmes l'ensemencement à

d e m e u r e bien que ceci sembla très coûteux vu la lente croissance des plantules et parce qu'on a besoin de grandes quantités de semences, les souris, les insectes, etc. en mangeant souvent une partie considérable. Puisque le *Qu. calliprinos* s'était montré si sensible lors de sa transplantation, nous ne voyions pas d'autre système de repeuplement des forêts. D'après les recommandations du forestier italien ALLEGRETTI, concernant le reboisement dans des conditions chaudes et sèches dans le Midi de la Sardaigne (cf. PAVARI 1930), nous primes les plus grands soins à faire disparaître tous les arbustes nains, et surtout les herbes sauvages, accapareurs des eaux du sol, qui atteignent ici souvent, en Avril, la taille d'un homme. Suivant les expériences d'ALLEGRETTI nous évitâmes aussi de biner profondément le sol avant de semer. Après nettoyage de la surface à ensemer et après binage sur à peu près 10 cm de profondeur, les glands furent soigneusement semés à 3 cm. Les soins pendant l'été consistèrent en binage et sarclage seulement.

La germination réussit fort bien et plus de 90% des plantules qui avaient poussé et atteint 8—10 cm de haut restèrent en vie jusqu'en automne 1936. Pendant l'année 1937 les petits arbres continuèrent aussi à vivre. Leur développement avançait lentement. En février 1939, donc à la fin de la troisième année de leur développement, ils avaient atteint au plus 20 cm de haut et une épaisseur de tronc d'un maximum de 8 mm. Il faut espérer, qu'au moins en partie, les chênes se développeront, peut-être lentement, mais continuellement.

Ainsi l'ensemencement d'hiver à demeure semble être une méthode qui donne à espérer pour le reboisement du chêne *calliprinos* en Palestine.

6. EXPÉRIENCES AVEC D'AUTRES ESPÈCES DE CHÊNES

A) *Quercus ithaburensis* Decsne.

Depuis 1933, le *Qu. ithaburensis* Decsne., seconde espèce de chêne très importante pour la foresterie palestinienne, entra également dans le cycle de nos recherches. (cf. OPPENHEIMER 1936). Le 16.XI. 1934 on sema à Rehovot, à 5 cm de profondeur, plusieurs centaines de fruits de cette sorte remarquable à cause de la grandeur considérable de ses glands et de ses cupules. En février 1935, après la germination d'un pourcentage satisfaisant, ils furent repiqués en lits ap-

profondis, à 20 cm de distance, après pincage de la radicelle à 5 cm. Jusqu'en Mai les lits furent occasionnellement irrigués, mais de Mai à Septembre on cessa l'irrigation de la moitié des lits pour juger de leur résistance à la sécheresse, ce qui n'occasionna pas de dommages évidents. Jusqu'en Mars les petits arbres atteignirent 15—26 cm de haut. Après la défoliation automnale de cette espèce à feuilles caduques, les plantules âgées dès lors d'un an furent déterrées. Chaque plante avait formé, du moignon des radicelles, 5 "racines pivotantes secondaires" (Rossi) solides, qui n'étaient presque pas garnies de racines fibreuses. Ce matériel fut distribué entre plusieurs personnes intéressées, dans un but de reboisement. Parmi ces dernières se trouvait Monsieur l'agronome Scheinermann qui s'en servit pour une expérience de reboisement exemplaire sur une colline de grès calcaire terrassée, dans l'orangerie Turkeltoib à Nes Tsiona. Après avoir été deux fois irriguées dans leur nouvelle situation, (exposition NO près du sommet plat de la colline) 90% des plantes entrèrent en végétation. Leur développement, en rapport avec la mauvaise qualité du sol, avance lentement, mais lors d'une visite que nous fîmes à cet endroit avec le Dr. A. Grasoffsky, nous trouvâmes, au printemps 1937, au moins une partie des arbres vivants et se développant. Au contraire, le 1.1.1939, il n'y avait plus que 7 arbres qui étaient plus ou moins bien développés. Ces derniers avaient seulement atteint une hauteur de 10 à 20 cm et une épaisseur de tronc de 3 à 6 mm. C'est un résultat plutôt décourageant. Les expériences qui furent faites en Mars 1936 avec 77 exemplaires transplantés, dans le jardin botanique de l'Université Hébraïque de Jérusalem, ne furent pas plus favorables. Seulement 16 exemplaires grandirent, et au cours des années 1936/38 ils se développèrent peu, bien que pendant le premier et le second été ils fussent irrigués toutes les 2—4 semaines et pendant le troisième été, toutes les 5—7 semaines. Jusqu'en décembre 1938, un seul arbre atteignit une hauteur de 55 cm, les autres seulement 20 cm ou moins, c'est-à-dire que depuis leur culture en pépinière ils ne grandirent pour ainsi dire plus.

L'administration des forêts du gouvernement palestinien planta, en février 1936, une autre partie des ces chênes à vallonée dans la forêt près de Ras-el-Ain (plaine de Saron). Ils furent seulement labourés et binés, mais non irrigués. Comme nous le dit Monsieur A. GOLDBERG du département forestier du gouvernement, de 50

à 100 plantes, deux seulement vivaient encore à la fin de 1938. Elles ont atteint une hauteur de 70 à 80 cm.

Malgré ces résultats défavorables nous avons l'impression que le chêne à vallonée *Qu. ithaburensis*, pourrait se montrer, surtout si la transplantation se fait sans motte, un peu mieux adapté à la transplantation que le *Qu. calliprinos*. En effet les deux circonstances suivantes pourraient être importantes :

1) Le *Qu. ithaburensis* est un chêne à feuilles caduques auquel une transplantation pendant la période hivernale de repos de la végétation cause un préjudice beaucoup moins grand qu'au *Qu. calliprinos* à feuilles persistantes ;

2) La culture dans un sol sablonneux, telle que nous l'avions pratiquée, s'adapte mieux au *Qu. ithaburensis* qu'au *Qu. calliprinos* parce qu'il apparaît naturellement dans des sols comme celui de la plaine de Saron et y a formé jadis des forêts étendues dans le genre des parcs (EIG, 1933).

B) *Quercus Suber* L.

Monsieur Morgenstern-Fürth, qui s'intéressait beaucoup au problème de l'acclimatation du chêne-liège en Palestine, nous fit, l'hiver 1934/35 parvenir plusieurs fois des glands de chêne-liège de Portugal et d'Espagne. Ils firent un détour, étant envoyés par l'Allemagne, et restèrent plusieurs semaines en route. Ils arrivèrent pour la plupart brunis, et après avoir subi de grandes pertes d'eau de sorte que les résultats des ensemencements furent à peu près nuls. Les rares semences survivantes se développèrent très faiblement dans le sable à Rehovot. Les glands du transport de l'hiver 1935/36 furent sur nos conseils, emballés séparément dans des feuilles d'étain et envoyés par poste aérienne de la péninsule ibérique directement en Palestine. Là-dessus ils germèrent très bien à raison de plusieurs dans chaque pot, dans un sol rouge sablonneux. Une partie de ceux-ci, plantés avec mottes par le Keren Kayemeth à Ginegar (forêt Balfour), au printemps 1936, fut détruite pendant les troubles. D'autres plants du même ensemencement furent plantés par Monsieur l'agronome Scheinermann à Kfar Mallal (plaine de Saron) où, dans un sol sablonneux ils n'atteignirent, jusqu'en automne 1938, qu'une hauteur de 25 cm, malgré une forte irrigation. De beaux exemplaires du *Qu. Suber*, sous irrigation, se trouvent dans le jardin botanique de Mikveh

Israel et un essai de reboisement enterpris par le département forestier du gouvernement sur le mont Carmel, à Neve Shaanan près de Haifa, permet d'espérer de bons résultats, malgré le terrain calcaire que le chêne-liège évite d'ordinaire (communication orale du Dr. A. Grasoffsky, 1935). Ici la hauteur de précipitation est particulièrement bonne (environ 800 mm par an).

C) *Quercus Ilex* L.

Monsieur J. Weitz a entrepris un essai d'ensemencement des *Qu. Ilex* à Shaar Haamaqim en 1936. Cet endroit est situé tout près du Carmel, pas loin de l'endroit que nous venons de mentionner, et où l'on essaya le *Qu. Suber*, près de l'illustre forêt de *Qu. ithaburensis* sur le chemin de Haifa à Nazareth. D'après les communications de M. Weitz, les arbres se développent d'une façon satisfaisante pour le moment. Il en résulte donc que, pour l'acclimatation des deux espèces de chênes les plus importantes de l'ouest méditerranéen, *Qu. Suber*, et *Qu. Ilex*, les chances ne semblent pas défavorables dans la région N O de la Palestine, région riche en précipitations atmosphériques. Du reste des exemplaires de ces deux espèces se développent d'une façon magnifique dans le jardin botanique de Mikveh Israel, près de Jaffa.

7. DES CAUSES ANATOMIQUES PEUVENT-ELLES ETRE RENDUES RESPONSABLES DE LA PETITE PUISSANCE DE REGENERATION DES RACINES?

ROSSI dit que l'incapacité d'une régénération suffisante de la racine pivotante du chêne repose sur le fait que la subérification de l'écorce a lieu trop tôt. Des recherches que nous fîmes sur le *Qu. calliprinos* ne confirmèrent pas la véracité de ce point de vue. Ni dans le stage primaire de la différenciation des tissus, ni dans le stage secondaire, nous ne trouvâmes de subérification de l'écorce qui différât de l'ordinaire. Pour mieux prouver ceci, décrivons brièvement la structure et le développement de la radicle :

Lorsqu'on fait une coupe transversale à 1 cm de la pointe de la radicle, longue de 8—10 cm, on trouve un manchon de tissus à grandes cellules, composé de dermatogène et de périblème, qui se distingue d'un cylindre central voisin, à petites cellules, qui est le plérome. Tous les tissus sont encore embryonnaires, composés de cellules riches en plasmе et pourvues de gros noyaux, dans lesquels

on ne trouve qu'une seule nucléole. Lors d'une coupe longitudinale on peut clairement distinguer dans le plérome, une zone périmédullaire extérieure prosenchymatique du conjonctif intérieur parenchymatique.

A 3 ou 4 cm de la pointe on trouve une assise pilifère déjà formée. L'anneau périmédullaire du procambium s'est séparé en plusieurs plaques arrangées tangentiellement, qui semblent un peu séparées par des rayons médullaires. De tendres faisceaux ligneux de protoxylème s'adosent au bord extérieur de ces plaques, près de leur centre. L'endoderme n'est pas encore subérifié. En-dessous de lui on observe dans le péricycle, des cloisonnements tangentiels qui représentent les débuts des racines latérales et du périderme (fig. 1).

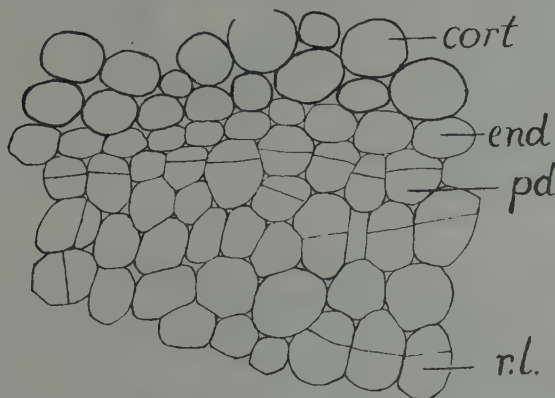


Fig. 1. Coupe transversale d'une radicelle de *Quercus calliprinos* WEBB longue de 10 cm, à 3 cm de la pointe. On remarque, dans le péricycle et au dessous, les débuts du périderme (pd) et plus à l'intérieur, ceux des racines latérales (r. l.) Cort = écorce, end = endoderme. (Gr. : 295).

A 6 cm de la pointe, nous trouvons dans l'assise pilifère, des poils radiculaires qui sont six fois plus longs que le diamètre tangentiel des cellules, et souvent ondulés. En-dessous se trouve une assise hypodermale de cellules, que suit, plus à l'intérieur, une écorce primaire large de 20 à 30 assises de cellules. Celle-ci de son côté, est limitée vers l'intérieur par un endoderme qui est en train de passer au stage secondaire: une partie des cellules donne, après traitement avec le Sudan III, une forte coloration rouge des mem-

branes encore tendres qui les entourent, ce qui fait conclure à la subérification des lamelles secondaires. Dans le stèle aussi la différenciation a fait des progrès: on distingue déjà très bien dans le péricyle, les initiales des racines latérales et phelloderme. Les plaques de tissu procambial ont, vues en coupe transversale, à peu près l'apparence d'une chauve-souris aux ailes déployées (fig. 2).

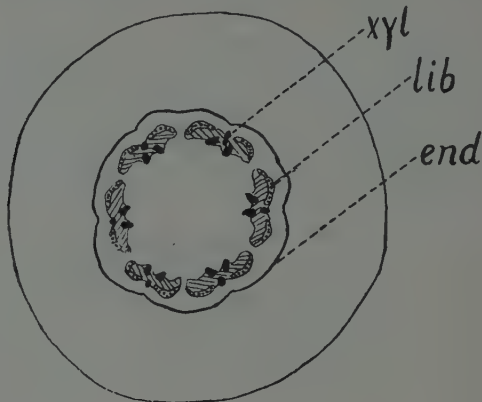


Fig. 2. Coupe transversale schématique de la racine représentée dans la figure 1 faite à 6 cm de la pointe. Pour explication voir texte. xyl = protoxylème, lib = liber, end = endoderme. (Gr.: 18).

La tête et les pieds de cette figure très caractéristique sont formés par trois faisceaux de protoxylème situés aux angles d'un isocèle. Le faisceau formant la tête est le plus vieux qui nous soit déjà connu tandis que les faisceaux intérieurs formant les pieds, se sont ajoutés. Les éléments du liber forment les bords extérieurs des ailes, alors que le reste, formant le corps et la partie intérieure des ailes se compose de tissu procambial. C'est d'abord dans les rayons médullaires primaires, mais aussi à proximité des faisceaux de protoxylème que débute la formation de l'assise génératrice libéro-ligneuse, qui est formée un peu plus tard que celle de l'assise péridermique, circonstance qui s'écarte du schéma ordinaire du développement de la racine chez les Dicotylédonées. Une déviation de la construction typique se montre d'autre part dans l'arrangement du phloème primaire, qui n'est pas placé ici en alternation avec les faisceaux ligneux mais qui, se déployant tangentiellement, accapare une grande partie du bord extérieur de la zone procambiale.

Lorsqu'on fait une coupe transversale à la base de la radicelle

longue de 10 cm, on trouve l'image représentée dans la fig. 3. Les poils radiculaires sont déjà en train de mourir. L'assise subérisée hypodermale vit encore. Une assise génératrice libéro-ligneuse parfaite qui croise aussi les rayons médullaires, s'est formée dans la zone procambiale. En coupe transversale elle forme une étoile dans les rayons de laquelle se trouvent, formant des angles dirigés vers

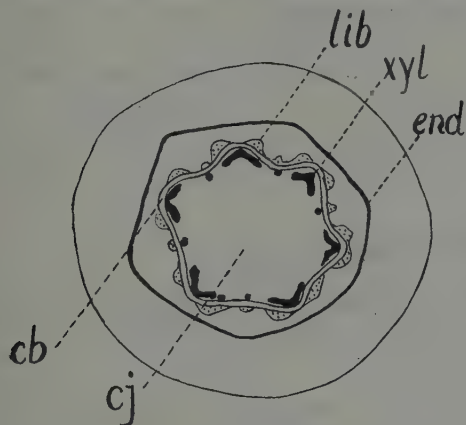


Fig. 3. Coupe schématique de l'objet représenté dans les figures 1 et 2, faite à la base. Pour explication voir texte. cb = assise génératrice libéro — ligneuse, cj = tissu conjonctif. (Gr.: 12).

l'extérieur, les groupes triangulaires de protoxylème qui entre temps se sont réunis. Là où se trouvaient autrefois les rayons médullaires, se sont maintenant formés des éléments ligneux et libériens. La moelle présente des cloisons très épaisses et lignifiées, abondamment ponctuées. Quant à l'écorce primaire, qui va bientôt s'exfolier, nous la trouvâmes dans un certain cas presque dépourvue d'amidon, alors que tout le parenchyme du stèle en semblait rempli.

Enfin discutons la structure de la racine pivotante âgée d'un an, qui présente un intérêt spécial en ce qui concerne le problème de la capacité de régénération de plantules de cet âge :

Dans le cylindre central lignifié nous pouvons distinguer le bois primaire, se composant de vaisseaux serrés et un peu de parenchyme ligneux, du bois secondaire. Dans ce dernier se trouvent des vaisseaux à lumen très large. Le parenchyme ligneux et les fibres librifformes forment la partie principale du cylindre de métaxylème ; les deux types de tissus sont arrangés en ordre tangentiel en plaques alternatives irrégulières. Les fibres sont fortement épaissies. Ce sont

elles qui sont responsables de la grande dureté du bois de ce chêne. Les rayons médullaires secondaires sont en général arrangés en une seule rangée, et de même que le parenchyme ligneux, sont pleins d'amidon. L'écorce primaire et les assises mortes du polyderme primaire se sont, par croissance en largeur, séparées en de longues bandes longitudinales sombres de rhytidôme. Par section transversale on remarque que celles-ci se trouvent placées à l'extérieur d'une assise tendre de liège épais seulement d'environ 5 à 7 couches de cellules. Le parenchyme de l'écorce secondaire, épais en général de 10 à 20 assises de cellules, ne donne pas de réaction de subérine avec de la "Glycérine jaune" (Diméthyl-amido-azo-benzol d'après PLAUT) légèrement acide. Notre fig. 4 montre

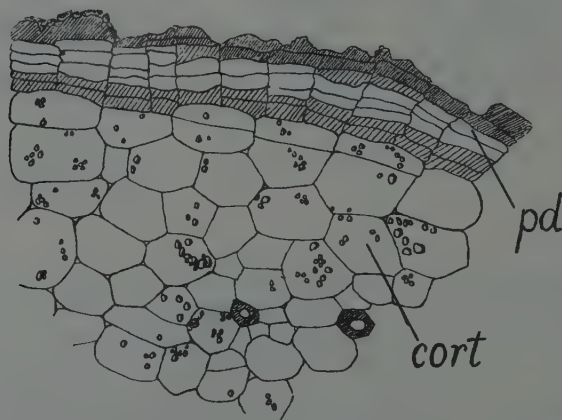


Fig. 4. Coupe transversale de la partie périphérique d'une racine pivotante de *Quercus calliprinos* WEBB à un an après germination. On remarque que le periderme (pd) n'est pas trop développé. Cort = écorce secondaire non subérifiée. (Gr.: 295).

une coupe d'écorce de la racine d'un an, après traitement avec de l'acide hydrochlorique dilué qui a détruit la plus grande partie de l'amidon, et avec de l'eau de Javel qui a détruit le plasme. Comme on le voit, les assises de periderme ne sont pas absolument fort développées. On voit dans l'écorce, deux fibres de liber fort épaissies.

De ces constatations il découle clairement qu'il n'existe pas de raisons anatomiques qui expliqueraient la capacité minime de régénération des racines de chêne âgées d'un an. En particulier l'assertion

de Rossi, à savoir, que les radicules des chênes subissent un processus de subérification extraordinaire, ne s'est pas vérifiée dans le cas du *Qu. calliprinos*. Les raisons de cette incapacité pourraient par exemple reposer sur la dégénération du protoplasme des cellules de parenchyme qui, comme tissus de réserve, ne pourraient que difficilement produire des formations néoplastiques. D'autre part il s'agit peut-être d'un manque de substance formatrice de racines, comme l'hétéroauxine. Nous n'avons, jusqu'ici, approché cette question qu'au moyen d'une seule expérience.

8. EXPÉRIENCE DE STIMULATION DE LA FORMATION DES RACINES PAR L'HÉTÉROAUXINE

Lors d'une expérience commencée en Novembre 1938, 12 plantules âgées d'un an, non transplantées, plantules de *Qu. calliprinos* de Bat Shelomo, furent baignées pendant deux heures dans des solutions 0.0084 moléculaire ou bien 0.00084 moléculaire d'hétéroauxine, par 30°C. Les racines pivotantes avaient d'abord été pincées à 15 cm de leur base. Pour que la solution pénètre plus facilement dans l'écorce secondaire de la racine, la moitié des plantules qui ne possédaient qu'une partie des racines latérales, fut gratée avec un couteau. Quatre plantules de chaque sorte, baignées respectivement dans de l'eau tiède (30°C) et dans de l'eau froide (20°C), servirent de contrôle. Après le bain elles furent plantées dans des pots à fleurs pleins de terre sablonneuse, et arrosées suivant la nécessité. Peu après la plantation elles brunirent et perdirent en partie leurs feuilles, autant pour celles traitées avec l'hétéroauxine que pour les autres. Le 30.III. 39 on cessa l'expérience, voyant qu'elle ne donnait pas de résultats. A ce moment, 6 des arbres traités avec l'hétéroauxine vivaient encore, dont quelques-uns possédaient encore quelques feuilles vertes, alors que 6 arbres étaient morts. Des 8 exemplaires plantés comme contrôle, 4 étaient morts. Des 4 arbres de contrôle en vie, un seul avait formé deux nouvelles racines, ce qui n'était le cas pour aucun de ceux traités avec l'hétéroauxine. Il ne se produisit une formation de callus ni pour les arbres traités à l'hétéroauxine, ni pour les autres.

Cette première expérience pour stimuler une régénération de la racine chez le *Qu. calliprinos*, par l'hétéroauxine, n'a donc donné aucun résultat.

DISCUSSION

1. Par suite de son long été chaud et sec et de la couche supérieure de son sol détruite surtout dans les parties montagneuses, la Palestine est un pays qui offre de fort grandes difficultés pour le reboisement. Ceci entre surtout en ligne de compte pour des arbres tels que les chênes fort sensibles au manque d'eau, surtout dans leur jeunesse, germant difficilement sans aide humaine à cause de la grandeur de leurs fruits, se développant très lentement et se laissant difficilement transplanter. Lorsqu'on lit les comptes rendus des administrations forestières méditerranéennes, on y rencontre souvent des notes se rapportant à des essais de reboisement non réussis, surtout dans les régions Sud et Est, régions dont les conditions climatiques tendent vers celles des steppes et des déserts du Nord de l'Afrique et de l'Asie centrale. C'est ainsi qu'ALLEGRETTI, par exemple, (après PAVARI 1930) constate que pendant douze ans (de 1901 à 1912) tous les essais de reboisement dans la région méridionale aride de la Sardaigne, (autant par ensemencement que par plantation dans les trous de plantation ordinaires de $30 \times 30 \times 30$ cm) restèrent sans résultat. On ne put obtenir quelques résultats qu'avec des pins, alors que toutes les expériences avec des chênes restèrent vaines. Ceci changea seulement lorsqu'une méthode de "Dry farming" fut introduite par ALLEGRETTI: Dans le même ordre d'idées sur lequel est basée la méthode superficielle de labourage des fellahs arabes, on renonça à travailler profondément le sol et on arracha du sol tous les arbustes méditerranéens à racines peu profondes, surtout les arbrisseaux de *Cistus*, avides d'eau. De cette façon la plus grande partie des réserves d'eau contenues depuis l'hiver dans le sol, put être conservée et servir aux jeunes arbres pendant la sécheresse de l'été. Par conséquent les essais de reboisement donnèrent des résultats plus favorables.

Les communications d'UNWIN (20) sur la reproduction naturelle et le reboisement à Chypre, où la sécheresse de l'été est moins absolue qu'en Palestine, contiennent, pour les années sèches pendant lesquelles nous commençâmes nos expériences, de nombreuses constatations sur la façon dont périssent à cause de la sécheresse les jeunes et même de plus vieilles plantes forestières, autant celles qui se régénèrent naturellement que celles qui sont plantées artificiellement. C'est ainsi que la communication de 1931, (p. 16) dit: "Natural regeneration in the early part of the year was rapid and was maintained

well into the summer. But owing to the underaverage rainfall and drought in the winter nearly all seedlings succumbed . . . At the Leper Farm practically the entire crop of seedlings, both *Acacia* and pine from the tractor sowing of the same year died out, although a good germination resulted from these seedlings. On the Larnaca and Kyrenia roadsides many trees particularly Cypress of 8—12 years old have died out. In the "Laxia tou Spyrou" area, thousands of *Pinus halepensis* plants from 6—7 years old died out".

Dans la communication de cet auteur de 1932, nous lisons (p. 14—15): "Sparse regeneration of *Pinus halepensis* and *Qu. alnifolia* (!Opphr.) in the South Western parts of Adelphi Forest, i. e. Mavra dassi and Platani areas, was noticeable. The prolonged drought has been responsible for great damage in the plantations, especially in those of the low elevations. Many trees both of large and small size died in the forests, owing to the second prolonged drought of 1932".

Nous pouvons donc bien affirmer que le but de cette étude: trouver une méthode de reboisement de chênes praticable en Palestine était remarquablement difficile à atteindre, et il n'est donc point étonnant que les résultats attendus soient restés imparfaits. L'ensemencement *in situ*, dès la maturité des glands, et la plantation des plantules âgées d'un an avec (et peut-être sans?) racines amenées artificiellement à se ramifier en épargnant la motte et la racine pivotante secondaire, représentent, nous en sommes certains, les méthodes laissant le plus à espérer à la foresterie. Sans soins attentifs et probablement sans irrigations pendant la première année, ces méthodes ne donneront non plus des résultats, et ainsi on est très près de penser qu'il vaut mieux de renoncer absolument à une régénération des *Querceta* naturels, et planter des arbres plus faciles à cultiver, croissant plus vite et ayant une plus grande valeur technique. De cette façon il serait naturellement impossible de reproduire l'aspect naturel du pays, mais il serait peut-être aussi difficile d'arriver à des révolutions régulières, à cause du nombre restreint d'espèces d'arbres dont nous pouvons tenir compte.

2. Pour arriver à un tel résultat il nous semble d'abord indispensable d'essayer de parsemer des glands parmi des peuplements de pins d'Alep d'âges divers. Les chênes

ayant des racines profondes, devraient, arrivés à une hauteur considérable, pouvoir bien se développer, associés aux plantations de pins d'Alep, à racines essentiellement horizontales; d'autre part les jeunes chênes devraient être mieux à leur aise dans la demi-ombre de forêts non fermées, qu'entièrement exposés au soleil. La plus grande difficulté consiste en ce que le pin d'Alep pousse beaucoup plus vite que le chêne, et ses racines exercent une très grande concurrence contre chaque jeune plante voisine. Nous avons donc peu d'espoir qu'en plaçant les arbres à la distance ordinaire de 2×2 mètres, des chênes du même âge puissent croître. Mais il nous semble beaucoup plus utile d'effectuer, dans les forêts de pins d'Alep, des éclaircies par trouées ou bandes (méthode d'éclaircies successives) dans lesquelles on sème ou plante des bouquets dispersés de chênes, alors qu'au contraire, dans des chênaies vieilles ou affaiblies par un régime de taillis périodiques, on introduise de jeunes pins d'Alep¹). Cette dernière méthode a déjà été employée dans les préservations forestières du gouvernement palestinien et par le Fond National Juif à Shaar Haàmaqim. Il est évident que jamais plus on ne peut permettre en Palestine une mise à nu du sol par coupe rase parce qu'on doit soigner comme des biens précieux l'humus forestier, si difficile à reproduire, et la couverture minérale du sol encore existante, qu'on ne voudrait plus exposer aux effets ruineux de l'érosion.

3. Nos expériences montrent clairement que les chênes encore vivants des régions montagneuses palestiniennes, même fort dégradés, représentent un capital national presque irremplaçable, qu'aucun sacrifice n'est trop grand pour les protéger d'une ruine plus grande encore. Il faut les régénérer en choisissant une ou plusieurs branches par arbuste qu'on laisse se développer.

4. Nos expériences sont à certains points de vues, analogues à celles entreprises dans d'autres pays, surtout dans la région méditerranéenne, en ce qui concerne la germination des glands, la plantation et le développement des chênes. Rappelons ceci brièvement:

¹) NEGRE (Revue des Eaux et Forêts, 1931, p. 935) insiste sur le fait qu'à l'abri des pins les chênes se resèment tandis que des semis de glands faits "dans les vides arides" ne donnèrent, dans le département du Gard, presque aucun résultat.

La nécessité du recouvrement des glands et de la présence d'un lit de germination naturel qui conserve l'eau pour la germination, fut reconnue par KORSTIAN (1929) comme loi générale dans les conditions forestières européennes et nord-américaines. Il écrit à ce propos: "One important point in connection with oak regeneration is common both to North America and Europe. This is the importance of a covering over the acorns, soon after they fall, and the ease with which the radicles can enter the ground below. Acorns falling on a hard bare surface are practically all destroyed by animals before the following spring. Those falling on grass or other herbage or covered with a fairly deep layer of dead leaves survive in sufficient numbers to result in a fair sprinkling of seedlings, while the ground below is usually porous and moist. These are probably the critical points in all oaks' regeneration on ground not covered with surface vegetation". KORSTIAN (7) et PETROCCHI (14) insistent sur le fait que des quantités énormes de glands périssent sans avoir germé. Ce dernier étudia monographiquement les propriétés forestières du *Qu. Ilex*. Il trouva que le recouvrement des fruits, outre un degré favorable d'humidité et de lumière, est nécessaire à la germination. Si une seule des conditions compliquées de germination n'est pas remplie, "les myriades de glands qu'un arbre adulte peut produire périssent sans exception, sans que même un seul ne reproduise l'espèce" (p. 28). BRAUN-BLANQUET (2) affirme que la germination du *Qu. Ilex* est liée à la présence d'une couche de sol humifère: Il écrit: "L'horizon humifère A . . . est le milieu prédestiné pour le développement des plantules qui y foisonnent après les périodes de grandes pluies". BRAUN-BLANQUET trouve les conditions micro-climatiques des couches d'herbe et des mousses du *Quercetum Ilicis* galloprovincial "éminemment favorables à la germination du chêne" (p. 71) et il affirme plus loin que "les plantules de ligneux, si nombreuses sous le couvert de la chênaie, sont rares en dehors de ce milieu prédestiné" (p. 72). Toutes ces expériences s'adaptent parfaitement aux nôtres.

Et ceci également entre en ligne de compte pour ce que nous avons constaté sur l'extinction de la germination au printemps. PETROCCHI (p. 33) dit du *Qu. Ilex*: "La conservazione delle ghiande non è possibile al di là della primavera che segue la loro disseminazione". C'est surtout la conservation des glands qui réussit fort mal

dans des endroits secs et chauds. POPOV (15) insiste sur la difficulté de garder frais jusqu'au printemps, les glands de *Qu. Suber* qui ont mûri en Novembre et Décembre sur la côte russe de la mer Noire. Il dit à ce propos : "Les conditions du climat subtropical sont défavorables à la conservation des glands".

Divers auteurs ont avec nous, constaté expérimentalement que la transplantation a un effet affaiblissant et que de petits arbres transplantés périssent. Des expériences de ce genre furent faites par FERRARI (6) sur le *Qu. Cerris* et par PETROCCHI (14) sur le *Qu. Ilex*. Ce dernier trouva que beaucoup de chênes verts transplantés ne croissent pas, et que ceux qui croissent poussent très faiblement. Dans certains cas PETROCCHI eut 80% de pertes lors de la transplantation. Ces deux auteurs constatèrent pour leurs espèces de la partie ouest du bassin méditerranéen, que cet échec est dû à une incapacité de la racine à une régénération néoplastique, comme nous l'avons constaté pour des espèces originaires de l'est de cette région géographique.

Est-il préférable, comme méthode de repeuplement des chênes de semer sur place ou de transplanter? Sur ce point les forestiers ne sont pas d'accord; la plupart sont partisans de l'ensemencement sur place, méthode ancienne et connue. BEDEL (1) conseille celle-ci pour le *Qu. Ilex*, et ROSSI (17) dit qu'il faut seulement lui préférer la transplanation lorsqu'on craint de perdre les glands à cause des souris et de la sécheresse (p. 33). Pourtant il ne manque pas d'adeptes pour la transplantation. Ainsi le Roumain PETCUT (13), dit que la transplantation rend le forestier indépendant des années de production abondante des glands et permet d'atteindre, dans un délai quelconque un meilleur développement des racines et une plus grande hauteur du tronc. POSKIN (16) dit aussi qu'en Belgique on préfère souvent la transplantation des chênes (*Qu. pedunculata* et *sessiliflora*) à l'ensemencement, bien qu'elle soit plus coûteuse. Parmi les Italiens qui opèrent avec des chênes méditerranéens, FERRARI est un adepte de la plantation pour le *Qu. Cerris*. Il trouve la plantation moins chère que l'ensemencement. Pour les arbres à feuilles persistantes il semble qu'on ait peu essayé la plantation. PETROCCHI la conseille, appliquée au *Qu. Ilex*, dans des parcs seulement: "In foresta dà spesso risultati negativi". POPOV conseille la plantation pour le *Qu. Suber* parce que celui-ci possède un gland doux et subit de

grandes pertes par la nourriture des animaux (sangliers et souris). Il a observé que, situés à un endroit favorable, ces chênes plantés se développent étonnamment fort (7 mètres de haut pour des arbres âgés de 7 ans, avec un diamètre de tronc de 20 cm au col de la racine).

La forme de culture du système de racines de chêne que nous avons adoptée depuis 1931 a été employée de façon absolument analogue par de nombreux forestiers, comme nous avons pu nous en rendre compte par des études documentaires. D'après Rossi cette méthode est connue en Allemagne sous le nom de méthode BURCKHARDT. Rossi pince la pointe de la racine (du *Qu. Robur*) avant le développement de la plumule et oriente le gland verticalement dans le sol, avec le pôle de la racine vers le haut ; par ceci il oblige la racine qui se régénère à changer la direction de sa croissance de 180°, ce qui a comme conséquence un arrêt maximum de la sève. Il s'en suit une formation importante de racines fibreuses. FERRARI a, dans des expériences sur le *Qu. Cerris*, essayé le pinçage de la racine pivotante à 5 ou 10 cm, ce qui fut combiné avec un tortillement autour de son axe au milieu du moignon, en vue d'affaiblir la croissance apicale. POPOV travaille exactement comme nous sur le *Qu. Suber* : transplantation dans des pots au stade de plantule avec pinçage de la racine, et transplantation des plantes à motte âgées de deux ans. — ou ensemencement serré en pépinière en automne et transplantation au printemps, de suite en place, avec pinçage de la racine. Cette dernière expérience surtout, serait, d'après cet auteur, fort recommandable.

5. Enfin établissons quelques lignes de conduite pour des recherches futures : Les expériences avec de l'acide indolacétique et des composés analogues, ou avec leurs sels, pour renforcer la régénération néoplastique de la racine, semblent dignes d'être poussées plus à fond. De plus, la formation de la racine pourrait peut-être aussi être stimulée par des composés du phénol de mercure. L'auteur a publié, en 1926, des recherches selon lesquelles, pour combattre le "crown-gall" (chancre des racines) sur les porte-greffes des pommes, on employa de l'Uspulun, du Germisan et le désinfectant à sec "225V" de la fabrique de Sacharine de Magdebourg, pour la désinfection des plantes et du sol. Il se produisit alors une stimulation soudaine des racines. Nous ne savons pas si cette action inattendue résulta du métal lourd ou des composants aromatiques. Des expériences, non publiées, pour obtenir des résultats analogues sur le *Citrus Au-*

rantium que nous entreprîmes l'été 1926 en Palestine ne réussirent pas. En 1928 nous tentâmes une expérience analogue avec des résultats douteux sur des boutures de *Ficus carica* et en 1932 et 1933 sur des *Qu. calliprinos* âgés d'un an. Jusqu'ici nous n'avons obtenu aucun résultat positif.

On se demande si l'incapacité à la régénération néoplastique est peut-être due à une absence de mycorrhize, de sorte que, comme on pourrait le croire, le manque dans le sol, d'un champignon nécessaire à la racine, empêche la croissance des plantules transplantées. Ce problème doit être étudié. Nous n'avons pourtant pas l'impression que ce soit décisif. Comme nous l'affirma le Prof. E. MELIN lors d'une visite à son laboratoire d'Upsala en 1936, une mycorrhize forte ne peut se développer que lorsque la possibilité lui en est donnée par une formation suffisante dans l'arbre de jeunes tissus. Évidemment, l'établissement d'une mycorrhize est donc difficile, dès la transplantation si elle ne préexistait pas dans les plantules.

Enfin nous conseillons encore une étude sur la quantité optimale de lumière pour les jeunes chênes. *Qu. Ilex* est considéré comme extrêmement héliophile et son développement exige un besoin absolu de dégagement (PETROCCHI). Le *Qu. Suber* ne se développe également qu'après dégagement (SACCARDY).

RESUME

1. De rares observations sur la régénération naturelle du *Qu. calliprinos* en Palestine, sont décrites. La régénération naturelle semble liée à un lit de germination d'humus de forêt, et la protection contre le dessèchement grâce à la végétation touffue du maquis.

2. Par des essais d'ensemencement il est prouvé que la capacité de germination s'éteint au commencement des saisons sèches.

3. Des dates sur le développement dans la première et deuxième année d'existence sont communiquées (cf. tableau I).

4. Des plantules de *Qu. calliprinos* qui avaient été cultivées précédemment en pépinière, ce sont les plantes à mottes, extraites de pots, ayant leur racine pivotante abimée le moins possible, qui donnèrent de meilleurs résultats que des plantes dont la motte avait été détruite et que des plantules ayant leur racine pincée qui avaient

été, après germination, repiquées en lits profonds. Les expériences avec transplantation de *Qu. calliprinos* en pépinière ne réussissent en général pas (tableaux II et III). Il est remarquable que la transplantation hivernale dans le terrain dont l'espèce est originaire amena presque toujours la mort de la jeune plante pendant le premier été. Semblables, mais un peu meilleures, furent les expériences avec le *Qu. ithaburensis* Decsne. à feuilles caduques.

5. Des semencements de glands fraîchement mûris en Janvier à l'endroit même donnèrent, pour le *Qu. calliprinos*, une bonne germination et une mortalité minime pendant la première année. Pourtant jusqu'à la troisième année le développement fut extrêmement lent.

6. On regarde surtout comme cause des mauvais résultats, la capacité restreinte des racines du chêne à se régénérer, lorsqu'elles ont été blessées après leur court stade herbacé. L'hypothèse de Rossi suivant laquelle ceci repose sur une subérification précoce de l'écorce, ne peut pas être prouvée pour le *Qu. calliprinos*. Comme preuve, la différenciation anatomique de la racine pendant la première année, est décrite.

7. Une expérience qui ne donna aucun résultat, pour exciter la régénération de la racine par un bain tiède avec solution d'acide indolacétique, est également décrite.

8. Finalement les résultats obtenus sont comparés avec les constatations analogues d'autres auteurs sur des espèces de chênes méditerranéens, européens et nord-américains.

* * *

L'auteur remercie le Professeur A. Pavari et son estimé ami le Professeur A. de Philippis d'avoir mis à sa disposition des documentations lors de sa visite à la R. Stazione di Selvicoltura à Florence en Juin 1938, et Monsieur le directeur J. Weitz du Keren Kayemeth ainsi que la famille Aaronsohn, Monsieur Y. Socolovitz et Monsieur K. Mendel pour leur aide apportée aux expériences de reboisement. L'auteur remercie aussi Monsieur le Docteur A. Grasoffsky, du gouvernement palestinien, avec lequel il discuta souvent de la question de plantation de chênaies, et Monsieur Scheinermann, pour l'intérêt qu'ils portèrent à ses travaux, ainsi que Mon-

sieur J. Amdursky, pour ses données sur le développement des exemplaires de *Qu. ithaburensis* cultivés dans le jardin botanique de l'Université Hébraïque de Jerusalem.

POSTSCRIPTUM

Pendant l'impression de ce manuscrit, M. Grasoffsky nous communique qu'il a observé, dans les préservations forestières du gouvernement palestinien, de rares cas de régénération spontanée des chênes *Quercus calliprinos* et *infectoria*, surtout à l'ombre de l'arbre-mère.

BIBLIOGRAPHIE

- 1) BEDEL, (1866). Le chêne vert. Revue des eaux et forêts (cité d'après Petrocchi).
- 2) BRAUN-BLANQUET, J. (1936). La chênaie d'Yeuse méditerranéenne (*Quercion Ilicis*): *Comm. Nr. 45 de la Stat. Intern. de Géobot. médit. et alpine*. Montpellier. 147 pp.
- 3) CAMUS, A. (1936—38). Les chênes. Paris.
- 4) EIG, A. (1933). A historical-phytosociological essay on Palestinian forests of *Quercus Aegilops* L. ssp. *ithaburensis* (Desc.) in past and present. *Beih. Bot. Cbl.* 51, Abt. II, 225—272.
- 5) EIG, A. (1938). On the phytogeographical subdivision of Palestine. *Pal. Journ. Bot. J. Ser. I*, 4—12.
- 6) FERRARI, E. (1918). Note sperimentali sul cerro, Firenze.
- 7) KORSTIAN, Cl. F. Factors controlling germination in oaks (d'après A. C. FORBES (1929) dans *Empire Forestry Journal*, 6, 304—305).
- 8) OPPENHEIMER, H. R. (1926). Die Verhütung und Heilung krebsartiger Pflanzengeschwülste. *Angew. Bot.* 8, 8—29.
- 9) ———, —, (1932). Zur Kenntnis der hochsommerlichen Wasserbilanz mediterraner Gehölze, *Ber. D. Bot. Ges.* 50 a, 185—245.
- 10) ———, —, (1933). Studien zur Keimung und ersten Entwicklung der Aleppokiefer und Kermeseiche. *Gartenbauwiss.* 7, 308—364.
- 11) ———, —, (1935). Etudes sur le développement des racines de quelques plantes méditerranéennes. *Bull. Silva Mediterranea*, 10, 3—23.
- 12) PAVARI, A. (1930). Esperienze ed indagini sulla tecnica di rimboscimento nelle regione a clima caldo-arido. *Bull. Silva Mediterranea*. 5, 34—78.
- 13) PETCUT, M. (1936). Semanturi sau planatiuni de Stejar? *Revista padurilor*, 48, 1289—1305 (Roumain avec résumé français).

- 14) PETROCCHI, G. Monografia del leccio. *Ann. Fac. Agr. e For. "R. Univ. Firenze. Serie 3 a*, Vol. 1, 87 pp.
- 15) ПОПОВ, W. (1938). A basis for cork production must be established. *Sovjetskiye subtropiki*, Nr. 6 (46), 85—87. (Russe avec résumé anglais).
- 16) POSKIN, A. (1934). Le chêne pédonculé et le chêne rouvre. Leur culture en Belgique. Paris (Rustique).
- 17) ROSSI, E. (1934). Un nuovo metodo di trapianto della quercia. *Atti Ist. Bot. Univ. Pavia, Serie IV*, 5, 33—44.
- 18) SACCARDY, L. (1937). Notes sur le chêne-liège et le liège en Algérie. *Bull. Stat. Rech. Forest. du Nord de l'Afrique*. II, 271—374.
- 19) SCHWARZ, O. (1935). Dit Vegetationsverhältnisse Westanatoliens. *Englers Bot. Jahrb.* 67, 279—436.
- 20) UNWIN, A. H. (1931—1933). Annual Reports of the Forest Administration in Cyprus.
- 21) WEITZ, J. (1931). Problèmes de reboisement en Palestine. *Bull. Silva mediterranea*, 6, 1—14.
- 22) WEITZ, J. (1936). Le pin d'Alep en Palestine. *Bull. Silva Mediterranea* 10, 110—141.

A CONTRIBUTION TO THE DESERT FLORA SOUTH AND SOUTH-WEST OF THE DEAD SEA

By H. R. OPPENHEIMER

Division of Horticultural Physiology and Genetics of the
J.A.P. Agricultural Research Station, Rehovot

While the northern end of the Dead Sea has been the object of frequent botanical visits, but few botanists such as POST and AARONSOHN (1904; 1908) have made their way to the southern banks of this salt lake and explored its flora. What attracted here the attention of botanists, was on the one hand the oasis of Ghor-es Safieh visited by HART, POST, AARONSOHN, DINSMORE, and on the other hand the environment of the salt mountain Jebel Usdum, the site of ancient Sodom, where plants were collected by LOWNE, HART and DINSMORE, especially in Wadi Zuweirah, which, running through the Judaeen desert, opens into the Dead Sea north of the Jebel Usdum.

In our knowledge no data are, however, available on the plants of the Idumaeen desert west of the Wadi Arabah. Bordered in the north by the Judaeen desert west of the Dead Sea, and in the south-west by the desert of Ut-Tih, this region has so far been neglected by botanists. This contribution is meant to be a first step to fill this gap. The plants were collected on an excursion to the south of the Dead Sea which the author made together with Mr. K. MENDEL and Dr. B. VOLCANI (who recently discovered the most interesting plankton of the Dead Sea), on the 22nd—24th of February, 1940. A small part of the collection was made jointly by Mr. MENDEL and the writer, while the greater part was made by Mr. MENDEL alone in the course of systematic botanical collections in the Wadi Fiqra.

We shall now first describe our visit to the plain south of the Dead Sea on February 22nd.

From our headquarter, the camp of the Palestine Potash Company at the Jebel Usdum, we made an excursion by car to the



Fig. 1



Fig. 2



Fig. 3



Fig. 4



Fig. 6



Fig. 8



Fig. 5



Fig. 7

springs of Ain Arus which arise on the western border of the Ghor depression about 5 kilometers south of the Jebel Usdum. From there we continued eastwards into the strongly saline plain of Es-Sabha, which forms its immediate southern continuation*). What we found at the springs of Ain Arus were either "glykophytes" (STOCKER) or at any rate not plants typical of salt deserts agreeing with the "jungles of various tall grasses" which HART had found south of the Dead Sea. Fig. 2 photographed from Ain Arus towards the East, shows a tamarisk in the left foreground, and grasses,—especially *Phragmites communis*,—in front of the tamarisk and on the right, while land bordering the Sabha plain appears in the background. Here we also collected *Prosopis Stephaniana* and *Alhagi Maurorum*, as well as *Cynodon Dactylon* and *Juncus maritimus* var. *arabicus*. The latter variety is considered by RANGE (1921) to be an indicator of the presence of water not far from the surface of the soil. The presence of *Arthrocnemum glaucum* indicates a considerable salt content of the soil in the neighbourhood of the springs. MENDEL here found two particularly vigorous specimens of a yellow-flowering *Orobanchacea* which proved to be *Cistanche lutea* (Desf.) Hoffm. et Link. The occurrence of this plant was to be expected in this region, as it had previously been found in the Judaeen and Tih deserts. The host it parasitizes was unfortunately not noted.

After driving along its southern border, we then penetrated into the Sabha plain in a northerly direction. The vegetation exclusively consisted of shrubs typical of salt marshes, especially *Arthrocnemum glaucum* and, less frequently, *Suaeda monoica* and *Tamarix* sp. These shrubs are scantily distributed and, as apparent in figure 1, occur in greater density only on flat, dune-like elevations consisting predominantly of the weathering products which the Transjordan winter brooks, such as the Wadi Tafileh and Wadi Khanzireh, carry down from the Nubian sandstone of the slopes of Edom. Digging down into flat ground near this locality, we found a regular alternation of sand and of fine silt, the latter probably deposited during

*) The "Sabha" vegetation behind the dunes of the sea is much developed on the North African coast of the Mediterranean Sea from Morocco to Egypt. The word "Sebka" is defined by CAVARA (in "Flora della Libia", Atti Soc. Ital. Progr. Science, 1925) as a "ristagno di acqua necessariamente più o meno salmastra".

floodings of the Dead Sea. Our photograph shows a stand of *Arthrocnemum glaucum*, representing here the principal outpost of plant life and possibly something like the initial phase of a plant society developing with decreasing salinity at the borders of a salt marsh almost devoid of vegetation. The background of this picture taken towards the north-west shows a northern section of the Sabha, lacking almost all plant growth, which imperceptibly passes over into the Dead Sea. Behind the centre appears the Jebel Usdum and on the left, behind the brilliant white gypseous mountain range of Sijul-en-Nikab, the Jebel-el-Amas.

The easterly section of the Sabha, equally destitute of vegetation, appears in fig. 4. This photograph has been taken towards the north-east and shows the Moabite mountains beyond the Wadi-el-Hesa, where Kerak is situated. The blackish strip in front of this mountain is the Ghor-es-Safieh with its numerous trees, such as *Ralanites aegyptiaca*, *Salvadora persica*, etc. which we were unfortunately unable to visit. It was in this neighbourhood that AARON-SOHN and BLANCKENHORN crossed the Sabha on their way to the Ghor-es-Safieh on March, 15th, 1908.

We noted a complete analogy between this Sabha vegetation of Palestine, hitherto so little studied, and that of the Cyrenaica, described by CAVARA as follows: "La Sebka in Cirenaica è largamente rappresentata nella zona sirtica e vi raggiunge parecchi chilometri di profondità, con tale tenore di salmarine da ridurre le specie costitutive a poche ed anche ad una sola, l'*Arthrocnemum glaucum*, la più resistente alle Salsedine ed anche essa in certe plaghe viene a mancare per eccesso di sale che vi forma tutta una efflorescenza . . . in plaghe che ricordano, in modeste proporzioni, gli sciott tunisini". While, as results from the above quotation, *Arthrocnemum glaucum* is considered by CAVARA the most salt-resistant species in the Sabha, EMBERGER includes it only in the second of four groups of plant species arranged according to their salt tolerance, found in salty habitats of Morocco (cfr. G. LUZZATTI, "L'ottava escursione fitogeografica internazionale". Archivio botanico 12, 1936—37). Indeed, this species is considered, by EMBERGER, less salt resistant than *Salicornia perennis* var. *radicosa* endemic in Morocco and the wide-spread *Obione portulacoides*, which we find, e. g. in Palestine

in salty habitats near the mediterranean coast at Athlit, where it was collected by AARONSOHN.

On our return, we had occasion to get acquainted with an extensive, somewhat elevated sandy plateau which borders on the western section of the Sabha. Its flora perhaps represents a more advanced stage of the above mentioned dune vegetation. *Arthrocnemum glaucum* is the leading plant of this association which is very poor in species, containing, besides *Arthrocnemum*, only scattered specimens of tamarisks. It possesses here the degrees of density and sociability 5 and reaches 80 centimeters in height. The landscape somewhat recalls the *Calluna* heaths of northwestern Germany, with *Tamarix* substituted, as it were, for the isolated juniper shrubs or pine trees found there. (Fig. 5). We could imagine that, with the progress of soil accumulation and decreasing salinity, the final phase of development of this vegetation might be thickets dominated by tamarisks.

The wadi we passed, which was about 3 meters deep, was bordered mainly by shrubs of *Tamarix*.

Let us now turn to the vegetation of the rocky desert of Wadi Fiqra (or Fuqra). This valley extends through the Idumaeen desert in a SW-NE direction and opens into the Sabha plain north of the springs of Ain Arûs. Mr. MENDEL was able to follow its course for about 8 kilometres. As apparent from figure 7, this valley is rather wide at its lower course and shows isolated specimens of *Acacia Raddiana*. An extensive sociation with *Asphodelus tenuifolius* var. *micranthus* occurs in the rubble of the bed. The plants average degree of density 1 and grow isolated or in groups. The small shrub vegetation between them consists at least partly of *Ochradenus baccatus*. A greater number of other plants, listed below, were collected in the lower course of the wadi in the rubble and on the slopes of the valley. The taller shrubs and trees noted besides *Acacia* were: *Tamarix* sp., a single specimen of *Zizyphus Spina Christi* and, more frequently, *Retama Retam*.

In the neighbourhood of the mouth of the wadi, MENDEL collected on the rubble fields at the western slopes of the Ghor, near Ain Arûs (fig. 3) where he found, among others *Acacia Raddiana* and *Zygophyllum dumosum*; and on the same slopes, facing eastwards, immediately at the mouth of the Wadi Fiqra, where mostly poor

specimens of *Plantago ovata*, *Mesembryanthemum Forskahlei*, *Linaria Haelava*, *Hyoscyamus pusillus* and others were met with.

In the upper course, MENDEL reached a point where the wadi bed runs but little beneath the slopes of the Idumaeen mountains and the view extends towards the Wadi Arabah. Here the Wadi Fiqra is arranged in terraces running in the direction of the valley and interrupted by lateral wadis. *Acacia Raddiana* here only occurred on the terraces and in the lateral wadis, but not in the main bed (fig. 6). In a lateral wadi designated here as wadi No. 1 which extends in a northerly direction, *Asphodelus tenuifolius*, *Gymnocarpus decandrum*, *Trigonella stellata*, *Plantago ovata*, and two species of *Fagonia* were found, in addition to a grass (possibly *Bromus fasciculatus*) which was not collected. In lateral wadi No. 2 (see fig. 6) which follows a southerly course on the whole, there occurred, apart from *Acacia Raddiana*, an abundance of *Lavandula coronopifolia* (below, right in the picture), and *Retama Retam*, *Ochradenus baccatus* (isolated), *Haplophyllum longifolium* (more abundantly), *Daemia cordata* and *Trigonella stellata*.

The following list presents the collections determined by the writer. Dr. M. ZOHARY was kind enough to check these determinations and to complement them in some instances, and we wish to acknowledge his help.

LIST OF PLANTS COLLECTED IN THE WADI FIQRA AND NEAR ITS MOUTH

(23rd to 24th February, 1940)

1. *Cenchrus ciliaris* L. In lateral wadi 2 of the upper course, blossoming. Reported from Wadi Zuweira and Ghor-es-Safieh.
2. *Stipa tortilis* Desf. In the rubble of the mouth, blossoming. Known also from the Jebel Usdum, Wadi Musa, Tafileh.
3. *Schismus arabicus* Nees. In the rubble of the lower course, blossoming. Known to occur in the Wadi Zuweirah and in Ghor-es-Safieh.
4. *Asphodelus tenuifolius* Cav. var. *micranthus* Boiss. In the bed of the lower course, blossoming. Reported from the northern Ghor-es-Safieh. Mostly vigorous specimens with several flowering scapes, branched in a racemose rather than in a dichotomous (POST—DINSMORE, Flora, II, 656) fashion.
5. *Chenopodium murale* L. var. *microphyllum* Boiss. In the rubble of the lower course. Reported from Ut-Tih.

6. *Anabasis setifera* Moq.-Tand. In the mouth of the wadi. Sterile shoots. Known from the Jebel Usdum (HART).
7. *Bassia latifolia* (Fres.) Aschs. et Schwf. In the mouth of the wadi, blossoming. Known to occur in southern Judaea and near the Dead Sea.
8. *Aerva tomentosa* Forsk. In the rubble of the mouth, budding. A variety with panicles composed of slender branches. Reported from the northern Jebel Usdum.
9. *Meembryanthemum Forskahlei* Hochst. In the rubble of the mouth. Sterile young plants, very vigorous. Known from the southern end of the Dead Sea and Ghor-es-Safieh. Forms gregarious stands of generally poor appearance, at the lateral slopes of the valley, together with *Plantago ovata* and *Linaria Haelava*.
10. *Gymnocarpus decandrum* Forsk. In the upper course, near the point, where the slope of Wadi Arabah was attained. Blossoming. Known from Wadi Zuweirah and Ghor-es-Safieh.
11. *Herniaria cinerea* Lam. et DC. In the rubble of the mouth, blossoming and already fruiting. Not so far reported from the south of the Dead Sea basin.
12. *Pteranthus dichotomus* Forsk. Known from the region between the Jebel Usdum and Engeddi.
13. *Matthiola livida* (Del.) DC. Blossoming. Known to occur around the whole of the Dead Sea.
14. *Anastatica hierochuntica* L. In the upper course, on the second terrace. Single, fruiting specimen of the previous year. It would appear that the thermo-xerophilous genuine "Rose of Jericho" does not occur at Jericho and that the northern limit of its distribution is to be found in the south of the Dead Sea Basin. Compare also the writer's notes on stations of this species on the Dead Sea shore in "Florula Transjordanica" (Bull. Soc. Bot. Genève, 22, 1930).
15. *Erucaria Boveana* Coss. var. *puberula* (Boiss.) E. Schulz. In the mouth of the wadi. Widely distributed in the Judaeen desert, but not so far reported from the south of the Dead Sea.
16. *Savignya parviflora* (Del.) Webb. In the mouth of the wadi, to the east of the dam. Reported by EIG (1931; "Les éléments etc.") to occur in Palestine, but without precise indications of habitats. RANGE (1921) considered this plant to be lacking in Palestine.
17. *Diploaxis acris* (Forsk.) Boiss. In the mouth of the wadi, flowering. Known from the south of the Judaeen desert, (Tel Arad, Ez-Zuweirah), Ghor-es-Safieh and Ut-Tih. Disagreeing with POST-DINSMORE's diagnosis, the more vigorous specimens have pinnatifid leaves.
18. *Reseda* ? *pruinosa* Del. In the mouth of the wadi, blossoming. According to LOWNE "very common in Wadi Zuweirah". Reported by TRISTRAM from the "South west end of the Dead Sea" and by HART "along the Arabah to the Dead Sea".

19. *Ochradenus baccatus* Del. In the upper and lower course. Blossoming and already fruiting. Reported from Wadi Zuweirah and the south end of the Dead Sea.
20. *Oligomeris subulata* (Del.) Webb. In the mouth of the wadi. Single, poor specimen, just beginning to blossom. Known from Wadi Zuweirah and Ut-Tih.
21. *Acacia Raddiana* Savi (= *A. tortilis* Hayne). In the upper and lower course and throughout the stony desert in isolated specimens in the wadis and rain-channels on the slopes. Sterile branches. Known from Wadi Zuweirah and Ut-Tih.
22. *Astragalus tribuloides* Del. var. *minutus* Boiss. In the upper course flowering, in the lower course already fruiting. Fruits up to 7 millimetres long, with spreading, hirsute hairs. Not previously reported from the south end of the Dead Sea.
23. *Erodium deserti* Eig (= *E. moschatum* (Burm.) L'Hér. var. *deserti* Eig in Beih. Bot. Cbl. 1932). In the rubble of the lower course, blossoming. We consider this interesting plant to differ too widely from *E. moschatum* to be regarded as a variety of the latter, and fully agree with Eig who considered already (l. c.) its promotion to the rank of an independent species.
24. *Zygophyllum dumosum* Boiss. On calcareous rocky slopes near Ain Arus, blossoming. Found also in the upper course. Not so far reported from the southern basin of the Dead Sea.
25. *Fagonia glutinosa* Del. In the mouth of the wadi, to the east of the dam. Sterile specimen, much deteriorated by grazing. Another *Fagonia* which was found blossoming in the upper course appears to be a form of *F. grandiflora* Boiss. var. *sparse-glandulosa* Bornm. (1898) with rather small flowers. The petals are only 10 mm long. The indumentum is decidedly glandular. This variety has been reported from Engeddi and Petra.
26. *Haplophyllum longifolium* Boiss. In lateral wadi No. 2 of the upper course about half way up the slopes. Young branches originating from others bearing fruit of the preceding year. This species, endemic in Palestine, was previously known "from Jebel Usdum to Engeddi" and southeast of the Dead Sea (Khanzireh to Ghor-es-Safieh).
27. *Pimpinella eriocarpa* Russ. In the upper course, in a lateral wadi. Flowering specimen, not more than 10 cm high. This habitat supplements that of AARONSOHN (W. Nmeirah, El Mezraa) in the southern section of the Dead Sea, as published by the writer in "Florula Transjordanica".
28. *Daemia tomentosa* (L.) Pomel. In the upper course, lateral wadi No. 2, blossoming. According to HART frequent in Sinai and along the Arabah to the Dead Sea. Reported also from Masada.
29. *Echium?* *Rauwolfii* Del. In the upper course, in the dried out water channel on the first terrace from above. Determined by Dr. M. ZOHARY who regards it as a new subspecies found by him also at Engeddi and Masada. The plants differ essentially from the diagnosis given by POST-DINSMORE by

- 1) branching from the base;
 - 2) linear, rather uniform calyx segments;
 - 3) corolla more than 20 mm long, rose-coloured, but assuming a Prussian Blue colour when dried.
30. *Arnebia decumbens* (Vent.) Coss. et Kral. In the upper course, on the slopes descending to Wadi Arabah, blossoming. The slender tap-roots coloured deep red as in *Alkanna tinctoria*. The species has been reported by TRISTRAM from south of the Dead Sea, and has also been found near Beersheva.
 31. *Lavandula coronopifolia* Lam. In the upper course, lateral wadi No. 2. Blossoming and already fruiting. Known from Wadi Zuweira and Wadi Sarmuj. (SE of the Dead Sea).
 32. *Hyoscyamus pusillus* L. In the lower course, on the rubble fields of the slopes. Dwarf specimen. Desert conditions. Blossoming and fruiting. Known from Ghor-es-Safieh and Wadi Ghuweir (Arabah).
 33. *Linaria Haelava* (Forsk.) Del. In the lower course, on the rubble fields of the slopes. Dwarf specimen, desert conditions. Definite information about the habitats of this species in the southern section of the Dead Sea basin is lacking.
 34. *Plantago ovata* Forsk. In the mouth of the wadi, on the banks of the lower course in stands of phytosociological value; in the upper course, as well. Calyx hairy to hairless. Known from Ghor-es-Safieh, Jebel Usdum to Engeddi.
 35. *Plantago Coronopus* L. var. *pusilla* Moris. In the rubble of the lower course, blossoming. The species has been reported from "near the Arabah" and "East Dead Sea". Dr. ZOHARY regards our specimens as var. *crassifolia*, Coss. et Dav. which has first been reported for the region by the writer from AARONSOHN's herbarium as collected in Fenan (Wadi Arabah), and which ZOHARY in his monographical contribution in the Jerusalem Series of this journal (1939) describes as the variety typical of the deserts of Syria and Palestine.
 36. *Pulicaria undulata* (L.) Kostel. In the rubble of the mouth, also in the upper course in lateral wadi No. 1. Blossoming. Reported from the Ghor-es-Safieh and Wadi Zuweira. The species is very common in Sinai, Wadi Arabah and the Dead Sea basin.
 37. *Asteriscus pygmaeus* (DC.) Coss. et Dur. In the upper course, lateral wadi No. 1, in blossom. Reported from the Ghor-es-Safieh and "abundant on the Edomite escarpment" in Transjordan (HART).
 38. *Anvillea Garcini* (Burm. f.) DC. In the upper course, lateral wadi No. 1. Blossoming and still carrying fruiting heads of the previous year. Known from Wadi Zuweirah as well as between Et-Tlah and Ghor Feifeh, on the eastern side of the Wadi Arabah, where AARONSOHN collected it.
 39. *Launea nudicaulis* (L.) Hook. fil. In the rubble of the lower course, east of the dam, fruiting already. Reported from Wadi Zuweirah and Ghor-es-Safieh.

40. *Reichardia Tingitana* (L.) Roth var. *arabica* (Hochst. et Steud.) Aschs. et Schwf. In the rubble of the mouth and in the upper course. This variety is marked by its spatulate and nearly entire leaves.

In addition, two species of *Centaurea* were collected, which both probably belong to the critical group of neo-endemic races which, according to EIG (Eléments, p. 176), develop in our time in the Saharo-Sindian region of Palestine from mediterranean species. One of them may be identical with *C. calci-trapella* Bornm. et Dinsm., while the other resembles *C. sinaica* in its appearance. An undeterminable species of *Anthemis* was also collected.

The persual of this list clearly indicates that the Saharo-Sindian element (EIG) predominates almost exclusively in the Wadi Figra. This is not surprising in view of the fact that the Dead Sea basin belongs to the Saharo-Sindian region and that the territories of the Far Negueb which border it on the south-west, also belong there. The Sudano-Deccanian element is represented by *Acacia Rad-diana*, as well as by a number of species appertaining to the Saharo-Sindian — Sudano-Deccanian group of connection, i. e. *Aerva javanica*, *Daemia cordata*, *Lavandula coronopifolia*, *Ochradenus baccatus*, *Pulicaria undulata*. Characteristically Mediterranean or Irano-Turanian species are lacking entirely. The Saharo-Sindian — Irano-Turanian group of connection is represented by 4 species, the Mediterranean—Irano-Turanian one only by *Herniaria cinerea*. All species of any phytosociological importance are either Saharo-Sindian or Sudano-Deccanian.

It is interesting to note that, according to the list presented in ZOHARY'S "Pflanzengeographische Gliederung der Flora der Sinai-Halbinsel" (Beih. Bot. Cbl. 1935), all the species in our list also occur in the Sinai region, with the exception of *Haplophyllum longifolium* which is endemic in Palestine, of *Erucaria Boveana*, and of *Pimpinella eriocarpa*. A great number of these species also occur in Egypt; this stresses the fact emphasized by EIG that the Saharo-Sindian element of Egypt is closely related to that of the less arid countries neighbouring it in the north-east.

In conclusion, we should like to add some observations on the composition of vegetation in the salt desert at the north end of the Dead Sea, which has so far been well explored from a purely floristic point of view only. Northeast of the plant of the Palestine Potash Company, we found, on February 20th, that vegetation was

practically limited to depressions in the fairly level ground. There we found fragments of an association with *Spergularia diandra* and *Aizoon hispanicum* as dominant elements (fig. 8). These were often accompanied by *Plantago ovata* var. *decumbens* (Forsk.) Zoh., *Schaginia baccata*, *Senecio coronopifolius*, *Pteranthus dichotomus*, and the graceful *Tetradiclis salsa*, the abundance of which in this locality was first pointed out by BORN MUELLER (1898). Growing by small wadis we further met with *Aaronsohnia Factorovskyi*, *Sphenopus divaricatus* (rarely) and, more frequently, *Trigonella stellata*.

Around the artificial basins where carnallite is left to crystallize out, we found *Linaria Haeblava* and *Chlamydochora tridentata* (determ. ZOHARY), both in degree of density 1, as well as *Senecio coronopifolius* and *Reichardia Tingitana*, which also commonly grows by the houses and huts.

The writer is under obligation to the Palestine Potash Company for their hospitality and to Mr. MENDEL for his detailed information on the distribution of plants in the Wadi Fiqra and for the photographs of which he took the majority, while the remainder was taken by the writer.

We felt that in a contribution of this kind we could dispense with a lists of references, since a nearly complete bibliography of the works concerning our region is found in DINSMORE'S second edition of POSENER'S Flora of Syria, Palestine and Sinai.

MOLYBDENUM INJURY OF TOMATO PLANTS

By D. L. ELZE

Division of Horticultural Physiology and Genetics,
J.A.P. Agricultural Research Station, Rehovot

Like many other minor elements necessary to plant growth molybdenum has during recent years been the subject of physiological investigations. In 1934 SCHARRER and SCHROPP (3) published the results of their experiments with maize grown in water cultures, and with wheat, barley, rye, oats, and maize, grown in cultures of silversand. The doses of molybdenum employed by these authors ranged from 10^{-10} to 100 mgs Mo, in form of $\text{Na}_2\text{MoO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, per jar containing 2 litres solution or per 700 grams silversand respectively. In all cases doses of 100 mgs molybdenum caused considerable injury and, besides checking the growth of all the plant organs, generally caused the green parts to assume a darker and sometimes almost violet, coloration. With smaller doses the injury became less marked, and in some cases they even had a slightly beneficial action. In silversand cultures maize, and similarly wheat, barley and oat, were according to the authors mostly injured by doses such as 10 mgs molybdenum and less, though their figures are not quite convincing. Rye, however, was favoured in its growth by doses of up to 10 mgs. The authors do not mention if any symptoms of disease were observed in the control plants which received no molybdenum at all.

Working with tomato plants, ARNON and STOUT (1), on the other hand, described characteristic deficiency symptoms (mottling of leaves, "involution of laminae", and necrosis of margins) where molybdenum was omitted. Doses of 0.01 p.p.m. (10^{-2} mg per litre) sufficed to prevent the appearance of these symptoms, while injury was only caused where more than 10 p.p.m. (2 mgs molybdenum per plant) were added to the nutrient solution.

BORTELS (2) a. o. found molybdenum to exert a favourable influence on the fixation of nitrogen by *Azotobacter* in nutrient solutions, 0.00005% Na_2MoO_4 appearing to be the optimum concentration for the promotion of this process.

The results obtained by the authors last-mentioned caused the writer—at the suggestion of Dr. H. R. OPPENHEIMER, the head of the Division—to study the effect of molybdenum on the fixation of nitrogen by *Azotobacter* under natural soil conditions, and its indirect effect on plant growth by means of the increased amount of nitrogen compounds thus made available to the plant. The experiments were done from August till September 1938.

The first experiment was carried out with tomato plants grown in flower pots each containing 4 kgs of rather poor sandy soil; the only available source of molybdenum was ammonium molybdate which contains 54% molybdenum. Three different doses were tested, viz. 5 mgs, 25 mgs, and 125 mgs, per kg of soil, so that the quantities applied to each plant amounted to 10.8, 54, and 270 mgs molybdenum respectively. All the pots were given a base fertilisation consisting of pure salts and containing no nitrogen; one series of 5 pots which received the base fertilisation only served as control, while in a second control series fertilisation was complemented by a nitrogen fertiliser.

In the series which received doses of 54 and 270 mgs molybdenum, first symptoms of injury consisted in the yellowing of the basal leaflets of the youngest leaves. In the series receiving 270 mgs molybdenum growth was subsequently checked severely (fig. 2), but the plants did not die and even formed flowers and a few small fruits. Most of the flowers were shed, and many of them, as well as some of the peduncles and branches, were fasciated. In the series receiving 54 mgs molybdenum total growth was not much reduced (fig. 1), the outstanding symptoms being some lengthening of the rachis and a great reduction in size of the lamina of many leaves. Leaflets more approaching the normal size had their margins indented with fewer and rounder teeth than normal ones (fig. 3 and 4). The same symptoms, however less noticeable because of the stunted growth, were present in the series receiving 270 mgs molybdenum per plant. The tissue of the elongated leaves was hardly differentiated even when almost 3 months old. The series to which 10.8 mgs molyb-

denum per plant had been applied, in no way differed from the control series that had received no nitrogen. The plants thus exhibited a fairly high tolerance of molybdenum; considering the fact that the plants were grown in pots containing as much as 4 kgs of soil each, we may therefore conclude that our figure does not differ greatly from the tolerance of 2 mgs per plant grown in nutrient solution, as determined by ARNON and STOUT (1).

A second experiment was then carried out in order to determine the molybdenum tolerance of tomato plants with greater accuracy. Doses of 0.5, 10, 15, 20, and 25 mgs of ammonium molybdate per kg of soil were applied to pots containing $2\frac{1}{2}$ kgs of soil. The quantities available to each plant thus amounted to 0, 6.8, 13.5, 20.3, 27.0, and 33.7 mgs molybdenum, respectively. The tomato seedlings were potted when measuring 9—13 cm to the base of their stem, the larger plants being potted into the pots with the higher doses of molybdenum. After 8 days the first symptoms of injury appeared in the pots which had received 13.5 mgs molybdenum or more. The experiment was terminated after 5 weeks; the plants that had received 6.8 mgs molybdenum each were then still healthy, while those with doses of 13.5 and 20.3 mgs showed slight symptoms of injury, and those with larger doses were more severely injured. The amount of growth (average of 3 plants) made during this period amounted to 100 mm in the controls, 114 mm in the series with doses of 6.8 mgs per plant, 94 mm in those with 13.5 mgs, and to 98, 62, and 84 mm in those supplied with 20.3, 27.0, and 33.7 mgs molybdenum, respectively. The quantity of roots formed in each series declined correspondingly. This more detailed experiment therefore showed the molybdenum tolerance of tomato plants to lie between 6.8 and 13.5 mgs per plant, and this figure closely agrees with the results of the first experiment.

In both experiments none of the control plants showed any symptoms of molybdenum deficiency, as the soil used may safely be assumed to contain sufficient molybdenum to prevent the appearance of such symptoms.

After this article had been written my attention was drawn to a study of KATHERINE WARINGTON (4) on the effect of molybdenum on a number of plants, including tomatoes. Although these investigations were essentially microchemical the paper also includes



Fig. 2. 270 mgs molybdenum per plant



Fig. 4. 54 mgs molybdenum per plant
Heavily injured leaf



Fig. 1. 54 mgs molybdenum per plant



Fig. 3. 54 mgs molybdenum per plant
Slightly injured leaf

a description of the external symptoms produced by varying doses of molybdenum.

The experiments were carried out with plants grown in water-cultures or in pots containing more than 10 kg of good soil. The tomato plants were potted singly and received doses of 1, 2, and 4 grams per pot respectively of sodium molybdate. This amounts to almost 400, 800 and 1600 mgs Mo per plant, whereas the doses applied in my first experiment were 10.8, 54 and 270 mgs. In spite of these heavy applications Miss WARINGTON observed severe injury only with the largest doses employed; this is most probably due to the larger quantity of soil per pot and the higher absorptive capacity of the soil used by her.

The external symptoms described by Miss WARINGTON closely resemble those outlined above. The golden yellow colour she noted in the shoots of tomato plants in my experiments only appeared in the leaves of young plants, and I failed to observe a mottling as in virus-sick leaves. Nor did I notice a flaccidity of the leaves or a weak, straggly growth of the plant; even plants heavily affected by overdoses grew perfectly erect (see fig. 2). This difference may, however, possibly be explained by the fact that Miss WARINGTON used rich soil, while I used poor sandy soil which—in view of the attempted activation of *Azotobacter*—received no nitrogen. But the midribs of leaves with reduced lamina were often found to be twining much like those of climbing plants. The amount of leaf shedding observed did not markedly exceed that of the control plants.

REFERENCES

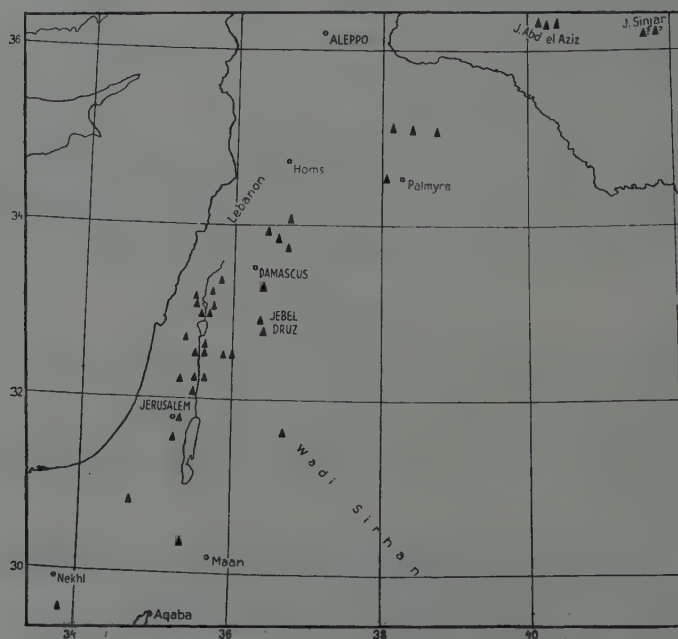
1. ARNON, D. I. and SROUT, P. R. (1939). Molybdenum as an essential element for higher plants. *Plant Physiology*, 14, 599—602.
2. BORTELS, H. (1936). Weitere Untersuchungen über die Bedeutung von Molybdän, Vanadium, Wolfram und anderen Erdaschenstoffen für stickstoffbindende und andere Mikroorganismen. *Zentralbl. Bakt.* II, 95, 193—218.
3. SCHARRER, K. and SCHROPP, W. (1934). Wasser- und Sandkulturversuche über die Wirkung des Molybdat- und Wolfram-Ions. *Ztschr. f. Pflanzen-ernährung* etc. Part A, 34, 312—322.
4. WARINGTON, K. (1937). Observations on the effect of molybdenum on plants with special reference to the Solanaceae. *Ann. Appl. Biol.*, 24, 475—493.

FORESTS AND FOREST REMNANTS OF *PISTACIA ATLANTICA* DESF. IN PALESTINE AND SYRIA

By M. ZOHARY

(Hebrew University, Jerusalem)

In the course of our floristic studies in Palestine and Syria several stations of *Pistacia atlantica* were discovered. This tree, hitherto unknown in Asia, occurs here as isolated individuals or in considerable stands. In the present paper a detailed description of its distribution in Palestine and Syria is attempted (see accompanying map).



Distribution of *Pistacia atlantica* Desf. in Palestine and Syria

As is well known, *P. atlantica* is one of the most important trees of the North-African countries, occupying areas transitional between the Mediterranean and the Saharo-Sindian territories, the flora of which belongs to the Mauretano-Steppe subelement of the Irano-Turanian element. Besides *P. atlantica*, some other characteristic species of the North-African steppe territories are abundant and most significant in some parts of the Irano-Turanian region. Among these others mention may be made of *Noea mucronata*, *Artemisia Herba alba*, *Haloxylon articularum*, *Salvia palaestina*, *S. spinosa*, *Stipa parviflora*, *Rhus tripartita*, *Achillea Santolina*, *Allium Aschersonianum*,

P. atlantica was hitherto only known in the area between the Canary Islands and Cyrenaica, and in Cyprus¹). Recently we have seen a specimen of it from the Sinai Peninsula and in the following localities of Palestine: Edom, env. of Petra (1200—1400 m.), single but well developed trees; Negeb, Bir Birein; Upper Jordan Valley and mountain slopes facing the valley, between Wadi Fara and Beisan; env. of Tiasir, eastern and western mountain slopes near Naharayim at altitudes from —30 m. to —140 m. above sea level. Here, Mr. OLAMI observed several scattered stands bordering on *Zizyphetum Loti* and *Quercetum ithaburensis*, which occupies the higher zones of the Golan mountains. The contact between *Pistacietum atlanticae* and *Zizyphetum Loti* in this neighbourhood recalls the relations of these two communities in North Africa. Beautiful trees of *P. atlantica* occur also on the mountain slopes facing the Jordan, between the Sea of Galilee and Lake Hulah. Some remnants of *P. atlantica* forests occur also in the upper Hulah Plain. The trees are preserved here in an excellent state owing to the presence of holy Arab tombs in this "forest". Such for instance are the big trees near Bawazieh, Baniyas, Tel-el-Kadi, Dafne etc. Single specimens of this tree also occur more to the west, e. g. the vicinity of Taiba (Samaria), Nablus, Hebron, Jerusalem, Nahalal, Mount Tabor, Tiberias, Safad, etc. but there is some doubt whether its occurrence in all these localities is primary. In Gilead, we observed an extensive stand of *P. atlantica*, east of Wadi Waran. The trees here are remote from one another and mostly aged and heavily injured by the axe and fire of the Beduins.

¹) HOLMBOE, J. Studies on the Vegetation of Cyprus, 1905.

In the Syrian Desert, *P. atlantica* was encountered in the following localities: Jebel Druz, Suleim; env. of El-Kefr; Hauran, Basr-el-Harir. The most extensive stands of *P. atlantica* we found in the northern part of the Syrian Desert, in the Jebel Shumerie-Jebel Abiad mountain range, for instance on Jebel Mukeibra and Jebel War, north-west of Soukhne (920 m.). Here we observed thousands of trees covering the mountain sides in all exposures nearly. Under the erroneous name of *P. mutica* F. et M. it is recorded by Post from above ul-Washan, Ain-ul-Wa'ul, etc. in the Palmyrenian ranges. We also received reliable information of its occurrence in different localities of the eastern foot-hills of the Antilebanon. Farther south, in Wadi Boutm north-east of Wadi Sirhan there are stands of *Pistacia* observed by MUSIL¹). In the north-east, *P. atlantica* occupies considerable areas of Jebel Abd-el-Aziz. Here the leaves of this species are somewhat broader, thus constituting a form transitional to *P. mutica*. The same form is also encountered in Jebel Sindjar on the north-eastern boundary of Syria. East of this locality, *P. atlantica* is replaced by typical *P. mutica*, one of the most important trees of the Kurdistan mountains. It is quite possible that the northern boundary of the area of *P. atlantica* passes outside Syria, somewhere in the interior of Anatolia, but no data are available on this point.

From these records it is seen that (1) *P. atlantica* was once much commoner in this district than at present. This is also supported by the fact that several wadis, mountains, and other places of the Syrian Desert are designated by the name *Boutm*, the Arabic name for *Pistacia*. (2) This tree is limited to more or less mild Irano-Turanian conditions. It grows at altitudes ranging from —30 to +1400 m., on calcareous as well as on basaltic soils.

Phytosociologically, *P. atlantica* is a leading species of *Pistacietum atlanticae*, which is well developed only in the northern Syrian Desert. Since in the majority of stations only fragments of associations were encountered and more frequently only isolated specimens of *P. atlantica*, our knowledge of the composition of this association is very scant. In Jebel Abd-el-Aziz the arboreal associates of *P. atlantica* are *Prunus microphylla*?, *Crataegus Azarolus*, *Pistacia Khinjuk*. Of the dwarf shrubs belonging to this association, we noted *Artemisia Herba alba*, *Haloxylon articulatum*, *Noea mucronata*,

Phlomis orientalis, *Gundelia Tournefortii* etc., all Irano-Turanian species. *Pistacietum atlanticae* constitutes the climax association of the N., W. and NW. part of the Syrian Desert as well as of some mountain slopes of Palestine facing the upper Jordan Valley and the Huleh Plain.

Systematically, *P. atlantica* is closely related to *P. mutica* and there is some justification in HOLMBOE's statement¹⁾ that it may be conceived as a variety of *P. mutica*. Our opinion, however, is that *P. atlantica* has to be considered an independent species, distinguished by its leaves, fruits, phytogeography and ecology. A point worthy of mention is that *P. atlantica* and *P. mutica* form together a special group within the genus *Pistacia*, distinguishable by the obtuse leaflets.

The occurrence of *P. atlantica* in a steppe region not suitable for unirrigated culture implies a certain economic advantage, for being one of the most beautiful and long-lived trees of our region attaining a stem-periphery of 5—6 m. It is therefore well suited for purposes of afforestation in certain semi-arid sections of Palestine. Apart from this it is used as a stock for grafting *P. vera*, recently found by Russian botanists to be also a typical steppe tree. Thus regions of *P. atlantica* may be capable of supporting *P. vera* cultures.

¹⁾ HOLMBOE, J. l. c.

A NEW SPECIES OF *DIPLOSCHISTES* FROM ORIENTAL STEPPES AND ITS PHYTOGEOGRAPHICAL SIGNIFICANCE

By ISRAEL REICHERT

Division of Plant Pathology, J. A. P. Agr. Res. Sta., Rehovot.

(With Plates X—XI and 4 Text-figures)

	Page
I. INTRODUCTION	162
II. METHODS	164
III. SYNONYMY AND TAXONOMIC DELIMITATION OF <i>Diploschistes albissimus</i>	165
IV. COMPARISON OF THE NEW LICHEN WITH A COTYPE OF <i>Urceolaria gypsacea</i>	169
V. RE-DESCRIPTION OF <i>Diploschistes albissimus</i> (<i>Urceolaria gypsacea</i>)	170
VI. DESCRIPTION OF THE NEW SPECIES OF <i>Diploschistes</i>	173
VII. THE GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF <i>Diploschistes steppicus</i>	178
VIII. SUMMARY	180
REFERENCES	180
EXPLANATION OF PLATES X—XI	182

I. INTRODUCTION

The new species of *Diploschistes* to be described in this paper was found in Palestine, Transjordan, and Syria in 1926—1932. Failing in all my efforts to identify it with one of the existing species, I soon became convinced that this lichen represents a new and as yet undescribed species. I was therefore all the more surprised when, working under the guidance of the late A. ZAHLBRUCKNER in Vienna in 1936, I compared my material with that kept in the herbarium of the Naturhistorische Museum and found it to bear a close resemblance to a lichen collected by HANDEL-MAZZETTI (10) in several localities while travelling in Mesopotamia in 1910. Strangely enough, this lichen had been identified by STEINER (27) as *Diploschistes albissimus* and after STEINER's death this identification had even been published,

among others, by A. ZAHLBRÜCKNER. The fact that a lichenologist of STEINER'S standing had determined this lichen as *Diploschistes albissimus* — a species which according to its accepted specific characteristics differed widely from our material — caused me to examine this question more thoroughly. While comparing the specimens of *Diploschistes albissimus* distributed after ACHARIUS by various great lichenologists, I found their taxonomy in such a state of confusion that I had to subject especially the soil-inhabiting species of *Diploschistes* to a more fundamental study.

The investigations reported here were commenced in 1936 at the Naturhistorische Museum, Vienna; they were continued at the Laboratoire de Cryptogamie of the Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, and at the Natural History Museum of the British Museum, London, and the Herbarium of the Royal Botanical Gardens, Kew. In addition to the collections of lichens at the above-mentioned institutions I had at my disposal for comparative study the collections kept at the Herbaria of the University of Vienna, of the National Museum, Budapest, of the University of Bucarest, of the Universities of Florence, Naples, and Rome, and the private collection of Dr. E. MAMELI-CALVINO, San Remo. My sincere thanks are due to the latter, and to the directors of all the institutions mentioned. I am under special obligation to Hofrat Dr. KEISSLER, Vienna, who greatly facilitated my work by assisting me to obtain some of this valuable material for comparison. I also wish to thank Dr. J. RAMSBOTTOM and Dr. J. M. LAMB, of the Cryptogamic Department of the British Museum, for their help in getting access to the Acharius collection of lichens kept in the rooms of the Linnean Society in London, and to Dr. H. v. HANDEL-MAZZETTI, Vienna, for much useful information on the distribution of the new lichen in Mesopotamia.

I am indebted to Dr. N. FEINBRUN (7), of the Hebrew University, Jerusalem, for the identification of the species of *Poa* and *Carex* on which the new lichen was found.

I further have to thank Dr. J. PERLBERGER and Dr. F. LITTAUER for collecting specimens, Dr. Z. AVIZOHAR, Dr. M. CHORIN, and Dr. Z. ELAZARI-VOLCANI for help in the preparation of the sections and plates, and Mr. J. PELTESOHN, B.Sc., for assistance in the preparation of the manuscript.

II. METHODS

The usual reagents, I, KOH, and CaCl_2O_2 , were applied to the thallus but they gave contradictory results. STEINER (27) also expressed doubts regarding the reactions to KOH of the specimens from Mesopotamia and wrote: "thallus KOH non vel mix spurie coloratur". I was therefore not satisfied with the external staining reactions of the thallus as seen macroscopically, but decided to follow the method employed by MAGNUSSON in his recent study of *Lecanora* (Stockholm, 1939) and to use microscopical sections for the observation of staining reactions. These sections in fact served their purpose in most cases and overcame the difficulties mentioned above. It was further observed that 50% KOH gave better results than saturated solutions of this reagent. In any case the results obtained by staining with each of these two solutions are not comparable.

Microscopical sections proved to be particularly valuable for the examination of the staining reactions produced by CaCl_2O_2 . The application of drops of this solution to the thallus, which is the usual procedure, was found not to give uniform results with the new lichen: mostly there was no reaction, but if the mouth of the pipette was pressed on or rubbed over the thallus a red coloration became apparent. Staining microscopical sections with this reagent revealed the cause of this phenomenon. It was found that the cortex never reacts to CaCl_2O_2 whereas a narrow strip of medulla immediately below the gonidia stains red, but the remaining portions of the medulla remain unaffected. It therefore seems reasonable to assume that rubbing the pipette over the thallus injures or rubs off part of the cortex so that the underlying red strip of medulla becomes apparent. Both the macroscopical reactions observed on the upper surface of the thallus and on its vertically cut surfaces, and the microscopical observations have been included in the description of the species.

In our taxonomic definition of the species and its subdivision into lower taxonomic units we applied for the first time to lichenological description the method used by those phanerogamic taxonomists who consider the most commonly occurring type as the *varietas typica* as opposed to the remaining varieties of the species. The description of the species has then to cover all the characters.

found in all the varieties or forms of the species, in the same way as the description of the genus has to cover all its species. This method appears to convey a clearer conception of the essential characters of the species as a whole and of each of the lower units it comprises.

Only median sections of the apothecia were used for measuring the size of the apothecia and especially of the exciple and proper margin; we found sections through the more peripheral portions to be misleading as they make the proper margin appear too long.

In view of the fact that the microscopical measurements of lichens made by different authors are often not comparable because authors do not agree strictly in their morphological delimitations of various parts of the thallus and apothecia, exact definitions of the parts measured in the course of the present investigation will be found useful. The thallus proper was understood to comprise only cortex, gonidia, and medulla, excluding the substrate layers penetrated by hyphae. The exciple was considered to extend from the base of the fertile hymenium up to the distal end of the proper margin. The width of the exciple was measured at its broadest point. The proper margin was regarded as that part of the exciple which protrudes above the epithecium. All measurements were made on sections immersed in lactophenol. Hyphae, spores, paraphyses, and gonidia were measured by the oil immersion objective.

Microscopical sections were made by hand as such sections proved preferable to those made by microtome.

The nature of the crystalline inclusions of the lichens was studied by polar microscopy. These determinations were carried out by Dr. E. HERLINGER, of the Daniel Sieff Research Institute, Rehovot, to whom we are greatly obliged.

III. SYNONYMY AND TAXONOMIC DELIMITATION OF *Diploschistes albissimus*

This species has undergone numerous metamorphoses until it was finally given its present name of *Diploschistes albissimus* by DALLA TORRE and SARNTHEIM (5). The distinct morphological features of this lichen were first noted by ACHARIUS who regarded it, however, as no more than a variety of the older related species *Urceolaria scruposa* (the generic name of *Urceolaria* was at that time applied to the genus now known as *Diploschistes*). In his

Methodus Lichenum, published in 1803, ACHARIUS (1, p. 147) first mentioned the name of *Urceolaria scruposa* var. *albissima*. But ACHARIUS himself does not appear to have been entirely satisfied with the taxonomic delimitation and the name he had given to this form: in his comprehensive Lichenographia universalis, published seven years later (2, p. 338), he raised the variety *albissima* to the status of a species and named it *Urceolaria gypsacea*. ACHARIUS thereby meant to emphasize that the new species differed essentially from *Urceolaria scruposa*. In the last-mentioned volume (p. 339) he described the differences between the species as follows: "*Ab- Urceolaria scruposa* species omnino distincta videtur ob formam et naturam crustae diversam, nam in *Urceolaria gypsacea* omnino amylacea et fere pulveracea friabilis et alba fere contigua vel passim diffracta supra inaequalis sed minime rugoso-plicata". He further wrote on the shape of the apothecia of *U. gypsacea* (p. 338) "Lamina prolifera immersa . . . margine thallode tumido inflexo integro . . ."

In contrast to this description of *U. gypsacea* ACHARIUS wrote in the same volume (p. 338) on *U. scruposa* "Crusta solidiuscula tartarea ut plurimum crassa ex albedo cinerea plerumque valde rugosa et inaequalis. Apothecia margine thallode insigni prominent rarius integro saepissime crenulato vel rugoso . . ."

The principal characters in which these two species differ are therefore, according to ACHARIUS, as follows: *Urceolaria* (*Diploschistes*) *scruposa* possesses a grey, hard, and rugose thallus and apothecia with a crenulate, rugose thalline margin which does not cover the exciple. The thallus of *Urceolaria* (*Diploschistes*) *gypsacea*, on the other hand, is white, soft, starch-like, brittle, and more or less continuous and its apothecia have a very thick, entire, inflexed thalline margin which covers the exciple.

The classical clearness of ACHARIUS' distinction between *U. scruposa* and *U. gypsacea* remains invaluable even to-day for the correct appreciation of the taxonomic position of these two species. But this has unfortunately been obscured by later lichenologists who disregarded the distinctions pointed out and names given by ACHARIUS. The greatest confusion was due to the fact that in his later lichenological work Synopsis Lichenum ACHARIUS (3, p. 10) described as *Gyalecta cretacea* a lichen from Switzerland which somewhat resembled *Urceolaria gypsacea*. His diagnosis of that lichen ran as follows:

"Crusta tartarea crassa contigua molli pulverulenta; apotheciis totis immersis concaviusculis nigris pruinosis ambitu crasso tumido integrimo". This lichen, though bearing some resemblance to *Urceolaria gypsacea*, was included by ACHARIUS in the genus *Gyalecta* on account of one essential feature: the lack of a thalline margin. ACHARIUS himself noted in this connection that *G. cretacea* shows "similitas multa cum . . . *Urceolaria diacapsis* et *Urceolaria gypsacea*", but adds "a quibus tamen essentialiter distincta".

This specimen of *Gyalecta cretacea* Ach. collected in Switzerland was in 1826 studied by the Swiss lichenologist SCHAEERER (25) who compared it with *Urceolaria gypsacea* Ach. He considered the two species to be identical, and it would therefore have been logical for him to retain the name first applied by ACHARIUS to the species, i. e. *Urceolaria gypsacea*, and to discard the later name *Gyalecta cretacea*. However, SCHAEERER discarded the older name *U. gypsacea* and retained "*cretacea*", but not as a separate species — as he should have done after ACHARIUS' clear distinction, — but as a variety of the still older species *Urceolaria scruposa*. In his *Lichenum Helveticorum Spicilegium* SCHAEERER (25, p. 76) thus called this lichen *Urceolaria scruposa* var. *cretacea*; he cancelled the species *Urceolaria gypsacea* entirely and considered it to be synonymous with *U. scruposa*. By this procedure SCHAEERER greatly confused the taxonomy of the species concerned. The newly combined name obscured the specific validity of *Urceolaria gypsacea* and its essential distinction from *U. scruposa* which ACHARIUS had defined so clearly. Many authors, including famous lichenologists such as Th. FRIES, KOERBER, ARNOLD, and FLAGEY, consequently ceased to look upon the *gypsacea-cretacea* form as a separate species and regarded it as a variety of *U. scruposa* although ACHARIUS had rejected this combination. Some authors referred to this form as *Urceolaria scruposa* var. *gypsacea*, others as var. *cretacea*. Finally matters were still further complicated by the fact that the name of the genus was changed in 1853 by NORMAN (15) from *Urceolaria* to *Diploschistes*, presumably because the name *Urceolaria* had previously been used elsewhere. Many authors now began to re-combine the new generic name *Diploschistes* either with *scruposus* or *cretaceus*, or with *gypsaceus*. ZAHLBRUCKNER (28) assembled a complete list of all these synonyms.

The abolishment of *U. gypsacea* as a separate species and its

inclusion by various authors in the species *scruposa* appears wholly incomprehensible. It may perhaps be accounted for in the case of the earlier writers such as KOERBER, MASSALONGO, and others, who in their classification of lichens relied exclusively on morphological features, and who may have overlooked or disagreed with the specific distinction defined by ACHARIUS. But in 1896 NYLANDER (16) discovered that the medulla of *Urceolaria scruposa* coloured blue if treated with iodine, while that of *U. gypsacea* did not do so. He therefore revived the species as conceived by ACHARIUS and distinguished *U. gypsacea* and *U. scruposa* as two separate species. But later lichenologists paid little attention to this important discovery and continued to combine these two essentially different forms in one species. It is interesting to note, although not easily comprehended, that JATTA (12) still retained the name of *Urceolaria scruposa* var. *gypsacea* as late as 1910.

Yet another distinction between *U. gypsacea* and *U. scruposa*, which is being quoted by HARMAND (11), is that *U. scruposa* is stained yellow by KOH while *U. gypsacea* does not respond to this reagent. We suppose that NYLANDER first discovered this reaction, but owing to lack of literature we were unable to trace it back to him.

In 1902 DALLA TORRE and SARNTHEIM (5) re-established the old varietal name *albissima*, used by ACHARIUS previous to the specific name *gypsacea*, and named the species *Diploschistes albisimus*. ZAHLBRUCKNER (28) also recognised this name as correct and included it in his Catalogus.

Basing on the morphological features described by ACHARIUS and the chemical properties mentioned by NYLANDER and HARMAND, the characters of the two species that may be compared to our new lichen might therefore be summarized as follows:

Urceolaria or *Diploschistes scruposus* possesses a grey, hard, rugose thallus; apothecia prominent, with insignificant thalline margin, which is always crenulate and rugose and does not cover the exciple; the medulla stains blue with iodine, and the thallus yellow with KOH.

Urceolaria or *Diploschistes gypsaceus* or *albissimus* possesses a white, starch-like, soft, smooth and brittle thallus; apothecia not prominent but immersed, and with a thick inflexed thalline margin covering the exciple; neither medulla nor thallus react to iodine or KOH.

IV. COMPARISON OF THE NEW LICHEN WITH A COTYPE OF
Urceolaria gypsacea

Comparing our specimen of *Diploschistes* with the above-mentioned morphological description of *Urceolaria gypsacea* given by ACHARIUS, we at once observe that they differ widely. The thallus of our lichen is neither white nor soft nor do its apothecia possess a thick inflexed thalline margin containing gonidia and covering the exciple. In their chemical reaction, however, the two lichens, according to NYLANDER and HARMAND, agree more closely as our lichen also does not react to iodine.

In spite of this wide morphological difference between the new lichen and *Urceolaria gypsacea* as diagnosed by ACHARIUS, we nevertheless thought it desirable to consult the original type specimens of ACHARIUS' species. Of the two existing type collections of the species determined by ACHARIUS, one is being kept in Helsinki, and the second in London. We were unable to study the former, but were given the opportunity of examining the collection in London in 1936. But the specimens kept there unfortunately comprise only two other species of *Urceolaria*, *U. diacapsis* and *U. scruposa*, and not *U. gypsacea*. There was therefore no way of elucidating the taxonomic position of *Diploschistes albissimus* from this source.

However, by a mere chance I had occasion to discover a cotype of ACHARIUS' *U. gypsacea*. While examining the species of *Diploschistes* of the herbarium of the Botanical Garden in Berlin-Dahlem I noticed an old specimen bearing the following label: "*Urceolaria gypsacea*, Herb. SCHLEICHER, ex. herb. LAURER". In view of the fact that SCHLEICHER's specimens were among the material used by ACHARIUS when he created the species *U. gypsacea* (2), it occurred to me that this lichen might constitute part of the original specimen sent by SCHLEICHER to ACHARIUS, so that it might be a cotype of *U. gypsacea*. The label has probably been written by LAURER, a contemporary of ACHARIUS and SCHLEICHER, who collaborated with the latter and exchanged lichens with him. As apparent from other lichen specimens kept there and bearing labels in the same handwriting his collection after his death appears to have passed to the Berlin Herbarium.

A detailed examination of SCHLEICHER's specimen and its comparison with the diagnosis given by ACHARIUS confirmed the

truth of my assumption and proved that this lichen represented in fact a cotype of ACHARIUS' *Urceolaria gypsacea*, agreeing entirely with the original description of the latter: its thallus was white in colour with a bluish, starch-like tinge, and was very soft and brittle; its apothecia were almost immersed in the thallus and possessed a markedly inflexed thalline margin covering the exciple entirely (Pl. X, figs. 1, 2). What ACHARIUS (2) meant by the term "inflexed" may be seen from the drawing he reproduced in fig. 11 of table VI accompanying his diagnosis (Pl. X, fig. 3). Although primitively drawn this figure yet shows clearly that the very thick inflexed thalline margin covers the entire exciple and — what would appear still more important — contains gonidia which in the figure appear as dots. A section we made through SCHLEICHER'S specimen shows exactly the same features (Text-fig. 2; pl. X, fig. 2). We may therefore assume with certainty that this specimen, which originates from LAURER'S collection, represents a cotype of ACHARIUS' *U. gypsacea*. Its morphological features may then be considered typical and deciding for the diagnosis of *Urceolaria gypsacea* Acharius (*Diploschistes albissimus*).

V. RE-DESCRIPTION OF *Diploschistes albissimus*
(*Urceolaria gypsacea*)

In the light of the new morphological and chemical findings the species *Diploschistes albissimus* (*Urceolaria gypsacea*) Ach. may now be re-described, in completion of ACHARIUS' earlier diagnosis. It should be added that the description of its macroscopical and chemical properties was made after a study of the entire specimen in Vienna in 1936 but that the microscopical examination was carried out in Palestine in 1938 on only a small piece of the thallus containing two apothecia (Pl. X, fig. 1), after all the remaining material had been returned to Berlin. SCHLEICHER'S specimen may thus be described as follows:

Diploschistes albissimus (ACH.)

DALLA TORRE et SARNTH. emend. REICHT.

Thallus white, with a starch-like, bluish tinge, soft, brittle, very slightly areolate, but not rimose, appearing therefore like a continuous smooth surface; areolae convex, with round edges, measuring 200—500 μ ; macroscopical reactions: KOH + —, I —, CaCl₂O₂

+ — (Pl. X, figs. 1, 4). — Cortex uneven, very thin, $7-11\mu$ thick, opaque, greyish, full of granules; hyphae seldom apparent; mycelium $1.5-3\mu$ wide, with walls $0.5-1.0\mu$ thick. Owing to the narrowness of the cortex and our shortage of material the chemical reactions of the cortex could not be determined with certainty. — Gonidia $4.5-10.5\mu$ in diameter with $0.5-1\mu$ thick walls, forming a stratum of $75-150\mu$ thickness, arranged in arcs corresponding to the areolae, interrupted by hyphae (Pl. X, fig. 4). — Medulla opaque, $725-1015\mu$ thick, hyphose, hyphae arranged in arachnoid fashion and $2.25-3.75\mu$ wide, with cells $8-32\mu$ long and walls $0.75-1.5\mu$ thick; filled with granules consisting mostly of oxalates, less frequently of gypsum or chalk; KOH + yellowish, I +, CaCl_2O_2 very weakly reddish in patches (Pl. X, fig. 4).

Apothecia very slightly prominent, solitary or in groups, 2 mm wide, $160-275\mu$ deep, plane, with thick thalline margin containing gonidia. — Exciple black, $105-145\mu$ wide, attenuating especially at the base, $120-125\mu$ high. — Proper margin appeared absent in our sections. — Hypothecium black, indistinct, $7-36\mu$ wide. — Hymenium $140-205\mu$ thick. — Epithecium greyish, $7-10\mu$ thick. — Paraphyses filiform, $100-125\mu$ long, $1.0-1.5\mu$ thick, septate, cells $5-13.5\mu$ long; thickened at the top, uppermost cell $2.25-3\mu$ wide (Pl. X, fig. 2). — Asci measuring $90-120 \times 20-35\mu$, broadly clavate; 4 spores, measuring $30-38.5 \times 14-17.5\mu$, brown, oblong with pointed ends, with 5-7 cross-walls and one or two longitudinal walls traversing all cells except the one at each end of the spore which mostly remains aseptate and more or less hyaline; cell-walls $1-1.5\mu$ thick (Text-figs. 1a, 2; pl. X, fig. 5). — Pycnidia were not observed in the material available for examination.



Text-fig. 1.

- a) Spore of *Diploschistes albissimus* from the cotype of ACHARIUS' specimen; the ends are pointed. ($\times 1330$).
- b) Spore of *Diploschistes steppicus* with rounded ends. ($\times 1330$).

Habitat

Not stated on the label, but apparently growing on a stony substrate. ACHARIUS (2, p. 339) states from SCHLEICHER's and other collections "habitat in montibus gypsaceis et calcariis".

Locality

Switzerland. Without indication of the exact place and date of collection; leg. SCHLEICHER (Herb. Bot. Mus. Berlin, s. n. *Urceolaria gypsacea*).

The above diagnosis of *Diploschistes albissimus* based on the cotype of ACHARIUS' *Urceolaria gypsacea*, certainly differs widely from that quoted on p. 168 which is accepted to-day as characterizing *D. albissimus*. This is especially the case with regard to the chemical reactions. In the opinion of most lichenologists (NYLANDER, HARMAND, MIGULA, LINDAU etc.) *D. albissimus* does not stain with iodine or KOH, while our examination of the cotype of ACHARIUS' specimen showed that *U. gypsacea* does stain with these reagents.

In view of this divergence of opinions we considered it of great importance to examine the specimens of *Urc. gypsacea* collected by SOMMERFELD and by NORMAN, two Scandinavian lichenologists who lived soon after ACHARIUS and might have had access to the original material of the latter. SOMMERFELD's specimen was issued in Lich. Norv. No. 6 and is being kept in Paris. NORMAN's specimen is kept in Vienna at the University Herbarium. A chemical examination of both these specimens showed that both react positively to iodine and KOH, in the same way as our cotype of ACHARIUS' lichen. We also examined a specimen of *Urc. gypsacea* issued by HARMAND in his exsiccata Lich. Loth. No. 763, which is kept in Paris, and found that even this material gives a positive reaction with iodine and KOH in spite of the fact that HARMAND (II) expressly emphasized the contrary.

Comparing the above described characters of *Diploschistes albissimus* or *Urceolaria gypsacea* with those of our *Diploschistes* from Palestine, Syria, and Iraq, there can be no doubt that they differ fundamentally, and that our lichen therefore represents a new species which may be subdivided into a number of lower systematic units.

VI. DESCRIPTION OF THE NEW SPECIES OF *Diploschistes*

The new species of *Diploschistes* may be described as follows:

Diploschistes steppicus n. sp. I. REICHT.

Thallus planus vel paucè plicatus, continuus vel interdum areolatus-rimosus, cinereo-albidus vel cinereus. Cortex hyphosus, latus, non-pellucidus, margine granulato. Stratum gonidiale continuum. KOH + — flavus, I —, CaCl_2O_2 —. Medulla hyphosa, lata, non-pellucida, granulis impleta. KOH + flavus, I —, CaCl_2O_2 + — rubescens sub gonidiis modo. Apothecia solitaria vel congregata, immersa vel paucè prominentia, a thallode rimis non separata. Involucrum strato gonidiali subcorticali instructum. Margo thallinus apice tenuis, strato corticali solo compositus, gonidiis destitutus. Clavae excipuli marginalis elatae vel reflexae. Excipulum pallidum. Sporae oblongae, ovoideae.

Thallus flat or slightly plaited, continuous or sometimes areolate-rimose or subareolate, greyish-white or greyish, sometimes covered with minute squamulae, (100—) 600—4000 μ (Pl. XI, figs. 6, 7). — Cortex 17—80 μ thick, opaque, dirty grey, filled with granules and air, margin uneven and granulate; no cells observed, only single hyphae appearing in the centre of the cortex and passing perpendicularly through the gonidial stratum into the medulla; hyphae 2.25—3.75 μ wide, cells 4.5—20 μ long, with walls 0.5—1 μ thick; macroscopical reactions: KOH + — yellow, I —, CaCl_2O_2 — (Pl. XI, fig. 7). — Gonidia 4—15.5 μ , with membrane 0.5—2 μ thick, single or in groups of 2—7 which measure 10—25 μ in diameter, forming a continuous stratum of 30—220 μ thickness (Pl. XI, fig. 7). — Medulla (21—) 550—3570 μ thick, opaque, nebulous, hyphose; hyphae 2—4.5 μ wide, 7—50 μ long, with walls 0.5—2 μ thick, arranged in arachnoid fashion; filled with granules consisting mostly of oxalates, less frequently of gypsum, and rarely of chalk; KOH + yellow, I —, CaCl_2O_2 + — red only immediately below the gonidia (Text-fig. 3; pl. XI, fig. 7).

Apothecia single or in groups, immersed or slightly prominent, 500—1900 μ in diameter, 145—218 μ high, lined by a gonidial stratum of 43—174 μ thickness which ends behind the exciple or proper margin but never covers the latter; the cortex alone ascends to cover the proper margin so that the thalline margin consists of a cortical layer

only (Text-fig. 3; pl. XI, figs. 8, 9). — Exciple black, greyish hyaline at the base, $72\text{--}290\mu$ wide, $130\text{--}400\mu$ high, I — (Text-fig. 3; pl. XI, fig. 9). — Proper margin black, $72\text{--}290\mu$ wide, $0\text{--}230\mu$ high, usually wide at the centre and attenuating at the top. — Hypothecium blackish, greyish hyaline where bordering on the exciple, $14\text{--}32\mu$ wide (Text-fig. 3; pl. XI, fig. 9). — Hymenium $116\text{--}189\mu$ high, with dark brown epithecium of $5\text{--}15\mu$ thickness, I —. — Paraphyses coherent, filiform, $90\text{--}145\mu$ long, $1.0\text{--}2.25\mu$ wide, slightly widened at the tip ($1.5\text{--}4.5\mu$), cells $3\text{--}13.5\mu$ long, with thin walls measuring $0.3\text{--}0.75\mu$ in thickness. — Asci $109\text{--}132 \times 20\text{--}25\mu$, clavate; 8 spores in one row, measuring $20\text{--}30 \times 9\text{--}16\mu$ when mature, $15\text{--}27 \times 5\text{--}12\mu$ when overmature and shrivelled, $3^{\pm}6$ cross-walls, and one or two longitudinal walls traversing all cells except the one at each end of the spore which mostly remains aseptate; cell-walls $1\text{--}1.5\mu$ thick (Text-fig. 1b; pl. XI, fig. 10). — Pycnidia $300\text{--}365\mu$ deep, $100\text{--}400\mu$ wide, composed of $1\text{--}5$ loculi of $75\text{--}232\mu$ width; fulcra $16.5\text{--}30\mu$ long, $1.5\text{--}2.25\mu$ wide, sometimes branching, comprising $3\text{--}5$ basidia measuring each $3\text{--}9\mu$ in length and with walls 0.5μ thick; pycnoconidia attached immediately to the basidia, rod-shaped, ellipsoid, acrosporous, measuring $3.75\text{--}5.25 \times 0.75\text{--}1.0\mu$ (Pl. XI, fig. 11).

Habitat

Generally on remnants of various species of *Poa*, sometimes intermixed with *Carex* or other *Gramineae*, on gypseous and calcareous soil. Covers the soil in large, crust-like, whitish patches which lend a characteristic appearance to the plant community in which it grows.

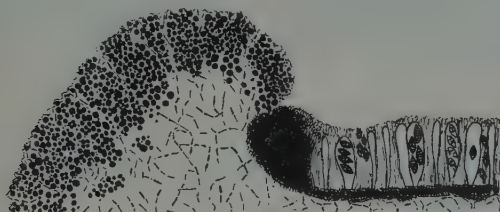
v. typica I. REICHT. n. v.

Thallus paucaplicatus, continuus vel interdum paucisubareolatus, cinereo-albidus. Cortex $20\text{--}80\mu$ latus. Apothecia immersa, interdum margine thallino exsurgente, a thallode rimis non separata. Paraphysium apices $1.5\text{--}3\mu$ latae.

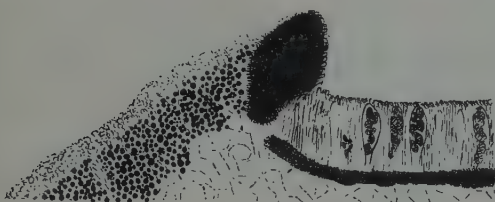
Thallus somewhat plaited, continuous or sometimes slightly areolate in its peripheral portion but not in the neighbourhood of the apothecia, greyish-white. — Cortex $20\text{--}80\mu$ wide. — Apothecia immersed, the surrounding thallus sometimes ascending to form a thalline margin so that the apothecia are continuous with the thallus and not separated from the latter by fissures. — Tips of paraphyses measuring $1.5\text{--}3\mu$ across.

Localities

Palestine: Bir es Suckerije, near Tel Arad (Judaean desert), 800 m above sea-level, on *Poa Eigii* Feinbrun (7), 8.1.1926, leg. F. Littauer (Herb. Agr. Res. Sta., Rehovot); Bukea (Jebel Montur, Wadi Shala etc.) on the eastern slope of the Judaean mountains and part of the Judaean desert, 100—500 m above sea-level, on *Poa Eigii* and *Carex pachystylis* Gay, 1.4.1932, leg. I. Reichert (Herb. Agr. Res. Sta., Rehovot).



Text-fig. 2.
Section through apothecium of Schleicher's cotype of *Urceolaria gypseacea* Ach. ($\times 70$).



Text-fig. 3.
Section through apothecium of *Diploschistes steppicus* v. *typica*. ($\times 70$).

Transjordan: 50 km east of Aman, on the way to El-Azrak, 600 m above sea-level, on *Poa sinaica* Steud. and *Carex pachystylis* (?), 7.5.1927, leg. J. Perlberger (Herb. Agr. Res. Sta., Rehovot); near Daba, 40 km south of Aman, 700 m above sea-level, 8.4.1933, leg. Gradmann (8) who determined it as *Diploschistes* sp. Although this specimen was not available to us for examination it is probably *D. steppicus* as it was found covering the soil in a steppic association of *Haloxylon*, *Poa bulbosa*, and *Carex stenophylla* (= *C. pachystylis*).

Syria: Kwairis, between Aleppo and the river Euphrates, 380 m above sea-level, on *Poa sinaica*, March 1910, leg. H. v. Handel-Mazzetti (Herb. Bot. Mus., Vienna, No. 15437, Coll. Handel-Mazzetti No. 316, s. n. *Diploschistes albissimus*); Shukra, 600 m above sea-level, on *Poa sinaica*, 26.6.1931, leg. J. Perlberger (Herb. Agr. Res. Sta., Rehovot).

Persia: "In deserto Singara" (Haussknecht), apparently Sungur, 1000 m or more above sea-level, on *Poa sinaica*, May 1867, leg. Haussknecht (Herb. Bot. Mus., Vienna, s.n. *Urceolaria cretacea*).

v. *cinerea* I. REICHT. n. v.

Thallus cinereus, minime plicatus, interdum areolatus. Cortex 17—44 μ latus. Paraphysium apices 1.5—3 μ latae.

Thallus grey, less plaited than the typical form, somewhat more areolate but not in the neighbourhood of the apothecia. — Cortex only 17—44 μ wide. — Tips of paraphyses measuring 1.5—3 μ across.

Locality

Southern Transcaucasia: Adshikabul, Province Baku, on *Poa sinaica*, 24.10.1906, leg. Koenig (Herb. Bot. Mus., Vienna, No. 17944, Coll. Koenig No. 284, s. n. "*Diploschistes albissimus*? = *D. subocellatus* Steiner").

v. *Handelii-Mazzettii* I. REICHT. n. v.

Thallus cinereo-albidus, pauce plicatus, areolatus-rimosus. Cortex 20—80 μ latus. Apothecia singula in quavis areola, immersa, areolae quasi in margines thallinos latos inaequales transformatae. Paraphysium apices 3—4.5 μ latae.

Thallus greyish-white like the typical form, somewhat plaited, areolate-rimose also between the apothecia. — Cortex 20—80 μ wide. — Apothecia one in each areola, immersed, the surrounding areola forming as-it-were a wide unequal thalline margin which is separated from the neighbouring areolae by fissures; thus apothecia appear to have a prominent thalline margin which in fact consists only of a piece of areolate thallus not more prominent than the sterile areolae. — Tips of paraphyses measuring 3—4.5 μ across.

Locality

Iraq: Hit, near the river Euphrates, 100 m above sea-level, on soil, April 1910, leg. H. v. Handel-Mazzetti (Herb. Bot. Mus., Vienna, No. 15282, Coll. Handel-Mazzetti No. 842, s. n. *Diploschistes albissimus*).

The most important characters distinguishing *Diploschistes steppicus* from *D. albissimus* (*Urceolaria gypsacea*) may therefore be summarized as follows: Chemically *D. steppicus* is distinct by its



Fig. 1.



Fig. 2.

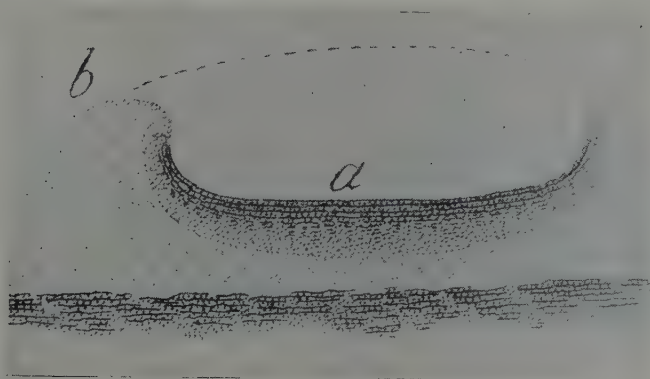


Fig. 3.

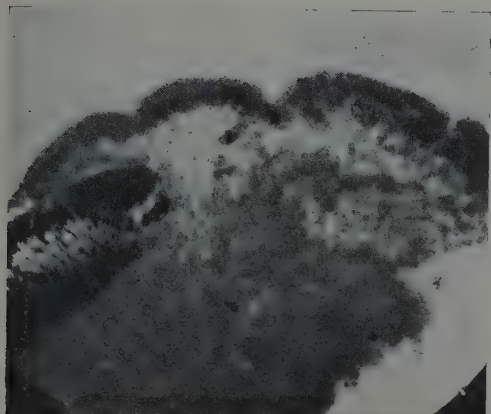


Fig. 4.

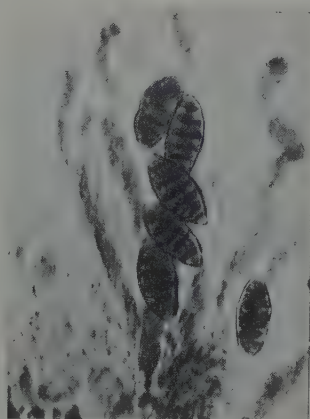


Fig. 5.

ISRAEL REICHERT — A NEW SPECIES OF *DIPLOSCHISTES*

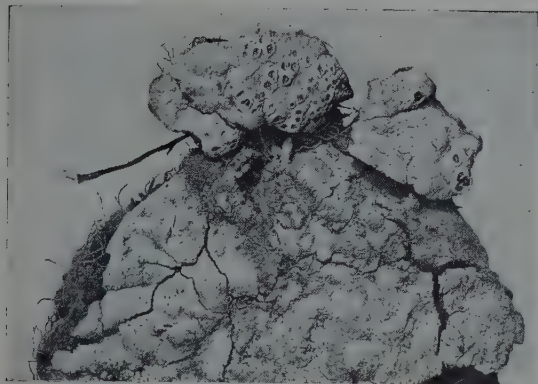


Fig. 6.

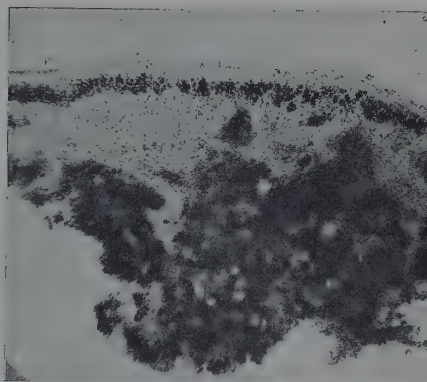


Fig. 7.



Fig. 8.

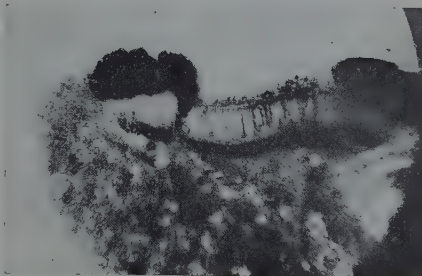


Fig. 9.

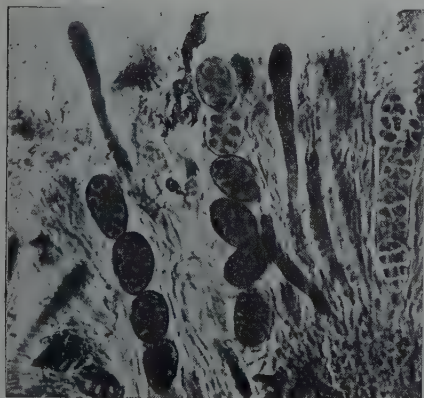


Fig. 10.

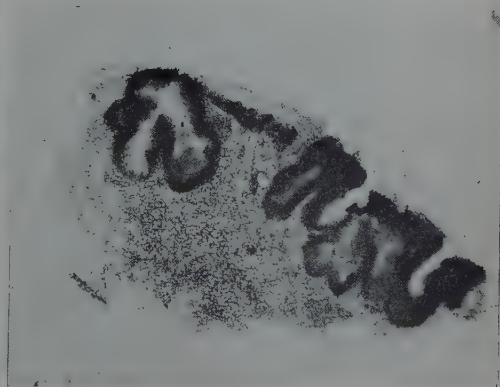


Fig. 11.

ISRAEL REICHERT — A NEW SPECIES OF *DIPLOSCHISTES*

negative reaction with iodine, to which *D. albissimus* reacts. Morphologically the thallus of *D. steppicus* is characterized by a thick cortex; its apothecia bear a very thin thalline margin covering the exciple by only a cortical layer devoid of gonidia; its exciple is greyish hyaline at the base; the adjacent peripheral portion of the hypothecium is of the same greyish-hyaline colour; the spores have roundish ends and are somewhat smaller (Text-figs. 1b, 3). *D. albissimus*, on the other hand, possesses a thin cortex, apothecia with a thick thalline margin comprising a gonidial stratum, an entirely black exciple and hypothecium, and pointed and rather large spores (Text figs. 1a, 2).

In *D. steppicus* the proper margin, on account of its length, is mostly inwardly inclined and covers a considerable part of the hymenium. Curving backwards its tip even sometimes penetrates the hymenium (Pl. XI, fig. 9). The base of the proper margin also frequently becomes pressed downwards beyond the exciple, so that the latter appears entirely black. However, that this black portion does not belong to the exciple but constitutes the lower part of the proper margin pressed downwards, may be seen from the fact that this portion often protrudes downwards beyond the hypothecium. It cannot therefore represent a continuation of the hypothecium as it should do if it belonged to the exciple (Pl. XI, Fig. 8).

VII. THE GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF *Diploschistes steppicus*

The geographical distribution of *Diploschistes steppicus* presents some features of considerable phytogeographical interest. The whole area of its distribution (Text-fig. 4) is characterized by uniform climatical and orographical conditions. As indicated above, almost all the localities where *D. steppicus* has been collected are situated on high table land. Only in exceptional cases, viz. in the Judæan desert, and at Hit near the river Euphrates, was the lichen found in habitats of lower elevation, and in both instances this appeared to be due to special micro-climatic conditions: In the Bukea region of the Judæan desert, where *D. steppicus* occurred at an altitude of 100—500 m above sea-level on *Poa sinaica*, it was collected only on slopes with a northward exposition; these are considerably more humid than the plain land and southern slopes on which in fact neither *Poa* nor lichen were to be found. Near the river Euphrates the occurrence of *D. steppicus* at 100 m above sea-level appears to be due to the presence of ground water and the proximity of the river.

Text-fig. 4. Distribution of *Diploschistes steppicus*.

The amount of annual rainfall in all the habitats where *D. steppicus* was collected is about 200 mm [cf. ASHBEL (4), HANDEL-MAZZETTI (12), and KOEPPEN, W., *Grundriss der Klimakunde*, Berlin, 1931]. These conditions resemble those of the high table lands of North Africa, and this finds its expression in a close likeness of vegetation. In both regions the summer vegetation is dominated by *Artemisia herba alba*, and in spring they are covered by flowering perennial Gramineae such as species of *Stipa* or *Poa*, as described by MAIRE (14), RIKLI and SCHROETER (23), HANDEL-MAZZETTI (10), EIG (6), GRADMANN (8), GROSSHEIM (9), and ZOHARY (29). From the point of view of their vegetation these regions therefore represent a typical southern steppe and belong to what EIG (6) called the Irano-Turanian

region, or what REICHERT (18) proposed to call the Mauritano-Turanian region.

As mentioned above *Diploschistes steppicus* is nearly always associated with species of *Poa*, and was found on *Poa Eiqii* in the Judaeen desert, and on *Poa sinaica* in various localities in Palestine, Transjordan, Syria, Iraq, Persia, and Southeastern Transcaucasia. The only specimen collected growing not on a species of *Poa* but on the soil, came from Hit, on the border of the South-Iraqian desert. Here the climate is too hot and dry for *Poa*, but *D. steppicus* which is more sensitive in this respect, appears to have found sufficiently moist conditions owing to the presence of ground-water and the proximity of the Euphrates. The phenomenon of typically steppic or Irano-Turanian plants, such as *Artemisia herba alba*, descending under special micro-climatic and edaphic conditions to localities of lower altitude and greater heat, has previously been reported by RIKLI and RUEBEL (22) and by REICHERT (20, 21).

In view of its close association with the conditions prevailing in the Irano-Turanian steppe region *Diploschistes steppicus* represents a very sensitive indicator of this region. It does not penetrate into the neighbouring desert unless under exceptional microclimatic and edaphic conditions such as those outlined above. This close connection with the Irano-Turanian region has also been found to exist in the case of other species of *Diploschistes* in various parts of the Old World, especially in Northern Africa and in Southern Russia, near the Volga (19).

These findings which emphasize the association of the soil inhabiting species of *Diploschistes* with the mediterranean and oriental steppes would appear to furnish further arguments to disprove the views expressed by FABER (26), RUEBEL (24), KOROWIN (13), and recently by REGEL (17). These authors consider the steppes of the Mediterranean and of Central Asia to be deserts or semideserts as they maintain that the soil of a real steppe must always be rich in humus like that of the Russian "black soil" steppes. The exclusive occurrence of *Diploschistes* in the latter steppes on the one side, and in the mediterranean steppes on the other side, and its absence from the typical desert regions (18, 19, 20, 21) prove convincingly that the mediterranean plant formation which is included by the above writers in the desert, in reality belongs to the steppe and not to the desert.

VIII. SUMMARY

The occurrence of a new species of *Diploschistes* is reported from steppes of the Near East. Attempts to identify this lichen led to a study of the taxonomic delimitations of *Diploschistes albissimus* (Ach.) Dalla Torre et Sarnth. (*Urceolaria gypsacea* Acharius) and of the synonymy of this species.

A cotype of ACHARIUS' type specimen of *Urceolaria gypsacea* has been discovered in the Berlin Herbarium; its examination revealed that the generally accepted description of this species is incorrect, and its chemical and morphological characters have been redescribed. The chief distinguishing characters of this lichen are stated to be a thin cortex, apothecia with a thick thalline margin containing gonidia and covering the exciple, fusiform spores, and a positive reaction to KOH, I, and CaCl_2O_2 .

The new species has been named *Diploschistes steppicus* n. sp. It is described in detail, and is stated to differ from *D. albissimus* by possessing apothecia with a thalline margin devoid of gonidia at least in its upper portion, by the oblong shape of the ascospores, and by its negative reaction to I. In addition to the typical form two varieties, var. *cinerea* and var. *Handeli-Mazzettii*, have been described as differing in various morphological features.

The distribution of *D. steppicus* is discussed in full. It has been found in localities in Palestine, Syria, Transjordan, Iraq, Persia, and Southeastern Transcaucasia, and is closely associated with the vegetation of the steppe or Irano-Turanian region. The species may be considered characteristic of this vegetation, and may serve as an indicator of steppe conditions.

REFERENCES

1. ACHARIUS, (1803). *Methodus Lichenum. Halmiae.*
2. ACHARIUS, (1810). *Lichenographia universalis. Goettingae.*
3. ACHARIUS, (1814). *Synopsis Lichenum. Lundae.*
4. ASHBEL, D. (1939). Rainfall map of Palestine, Transjordan, Southern Syria, and Southern Lebanon. *Third edition.*
5. DALLA TORRE, K. W. & SARNTHEIM, L. (1902). *Die Flechten von Tirol etc. Innsbruck.*
6. EIG, A. (1935). *Ecologie du Criquet marocain en Iraq. Bull. Ent. Res.* 26:293—309.

7. FEINBRUN, N. (1940). *Poa series bulbosa* Rosh. of Palestine and Syria. *Kew Bull.* (in press).
8. GRADMANN, R. (1934). Die Steppen des Morgenlandes. *Geograph. Abhandl. Ser.* 3, 6, Stuttgart.
9. GROSSHEIM, A. A. (1936). Analysis of the Flora of the Caucasus. *Trans. Bot. Inst. Acad. Sci. USSR, Baku* (Russian).
10. HANDEL-MAZZETTI, H. v. (1914). Die Vegetationsverhaeltnisse von Mesopotamien und Kurdistan. *Ann. K. K. Naturhist. Hofmus., Wien.*
11. HARMAND, J. (1913). Lichens de France. *Paris.*
12. JATTA, A. (1909—1911). Lichenes. *Flora Italica Cryptogama.*
13. KOROWIN, E. P. (1934). Vegetation of Central Asia. *Moscow-Tashkent* (Russian).
14. MAIRE, R. (1926). Carte phytogéographique de l'Algerie et de la Tunisie, Alger.
15. NORMAN, J. M. (1835). *Conatus praemissus* etc. *Nyt. Magaz. Naturvid.* 7:213—225, *Christiania.*
16. NYLANDER, W. (1896). Les Lichens des Environs des Paris. *Paris.*
17. REGEL, C. (1939). Geobotanische Beobachtungen auf einer Reise in Marokko und in der Sahara. *Veroeffentl. d. Geobot. Inst. Ruebel in Zuerich,* 14:192—216.
18. REICHERT, I. (1936). L'Afrique du Nord et sa position phytogéographique au point de vue lichenologique. *Bull. Soc. Bot. de France* 83:836—841.
19. REICHERT, I. (1937). Steppe and desert in the light of lichen vegetation. *Proc. Linn. Soc. London*, 1936-37, pp. 19—23.
20. REICHERT, I. (1937). Eine lichenographische Skizze Palaestinas. *Verhandl. der Zool. Bot. Ges. in Wien* 86/87:288—296.
21. REICHERT, I. (1937). La Libia e la sua posizione fitogeografica dal punto di vista lichenologico. *Nuovo Giorn. Bot. Ital., N. S.* 44:188—196.
22. RIKLI, M. & RUEBEL, E. (1929). Durch die Marmarica zur Oase Siwa. *Vegetationsbilder*, 20. *Reihe, Heft 1.*
23. RIKLI, M. & SCHROETER, C. (1912). Vom Mittelmeer zum Nordrand der Sahara. *Zuerich.*
24. RUEBEL, E. (1930). Pflanzengesellschaften der Erde. *Berlin.*
25. SCHAEERER, (1823—1836). *Lichenum Helveticorum Spicilegium. Pars I. Bern.*
26. SCHIMPER, F. W. & FABER, F. C. v. (1935). Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. *Jena.*
27. STEINER, J. (1921). Lichenes aus Mesopotamien und Kurdistan sowie Syrien und Prinkipo. *Ann. d. Naturhist. Mus. Wien* 34.
28. ZAHLBRUCKNER, A. (1924). *Catalogus lichenorum universalis, Bd. 2. Leipzig.*
29. ZOHARY, M. (1939). To the knowledge of the flora of the Syrian desert. *Pal. Journ. Bot., Jerusalem Series*, 1:241—254.

EXPLANATION OF PLATES

PLATE X

Schleicher's cotype of *Urceolaria gypsacea* Acharius (*Diploschistes albissimus* (Ach.) Dalla Torre et Sarnth).

- Fig. 1. Piece of thallus with two apothecia which served as material for microscopic examination, apothecia immersed and exciple covered entirely. ($\times 7$).
- Fig. 2. Section through half an apothecium. The proper margin is absent, the thalline margin is very thick and filled with gonidia which appear black; the cortex is very narrow and appears as lighter coloured granules on the outside of the black gonidial stratum. ($\times 75$).
- Fig. 3. Reproduction of a section through the apothecium of *Urceolaria gypsacea* as drawn by ACHARIUS in his *Lichenographia universalis*, table VI, fig. 11. The proper margin is absent; the thalline margin is inflexed, covers the exciple entirely, and contains a stratum of gonidia which are indicated by groups of dots. (enlarged $\times 3$).
- Fig. 4. Section through the thallus showing areolae and arc-shaped arrangement of the gonidial stratum; a young apothecium, covered by a thick thalline margin, appears on the left. ($\times 50$).
- Fig. 5. Section through the hymenium showing ascospores characterized by their pointed ends. ($\times 430$).

PLATE XI

Diploschistes steppicus n. sp. I. REICHT.

- Fig. 6. Fragment of *D. steppicus* growing on remnants of *Poa sinica*; apothecia small, immersed or slightly prominent. (nat. size).
- Fig. 7. Section through the thallus showing absence of areolae and continuity of the gonidial stratum. The lower portion of the medulla contains crystalline inclusions. ($\times 50$).
- Fig. 8. Section through an apothecium showing long proper margin pressed downwards to cover the base of exciple which would otherwise be distinct by its lighter colour. On the right the thalline margin is seen to cover the proper margin only by its cortical layer while its gonidial stratum ends on a level with the hymenium. The proper margin appears exaggerated in length as the section passes through the peripheral portion of the apothecium. ($\times 37$).
- Fig. 9. Section through an apothecium showing the lighter coloured base of the exciple; the proper margin has curved backwards and on the right its tip is seen to penetrate the hymenium, while the left tip has broken off. ($\times 37$).
- Fig. 10. Section through the hymenium showing ascospores characterized by their rounded ends. ($\times 430$).
- Fig. 11. Section through pycnidia divided into several loculi. ($\times 50$).

In Memory of
Eduard Fischer, Bern

Colus hirudinosus CAV. ET SÉCH. IN PALESTINE
AND ITS TAXONOMIC
AND PHYTOGEOGRAPHICAL POSITION.

By ISRAEL REICHERT

Division of Plant Pathology, J. A. P. Agr. Res. Sta., Rehovot.

(With Plate XII and 4 Text-figures).

	Pages
I. INTRODUCTION	183
II. DESCRIPTION OF THE FUNGUS	184
III. PHYTOGEOGRAPHICAL SIGNIFICANCE	185
IV. TAXONOMY OF THE GENUS <i>Colus</i>	186
V. PHYTOGEOGRAPHICAL DEFINITIONS	191
VI. AREA	193
VII. ECOLOGY	194
VIII. ORIGIN	196
IX. MIGRATION	201
X. DISCUSSION	203
XI. SUMMARY	205
REFERENCES	206
EXPLANATION OF PLATE XII.	208

I. INTRODUCTION

The collection of a fungus belonging to the tropical family *Clathraceae*, which is accustomed to extremely humid habitats, in a semi-arid country like Palestine must be regarded as truly remarkable. The occasion was all the more interesting as this was not the first time that a member of the tropical Phalloideae was discovered in this country and a similar type had been collected by us some years ago (17). We therefore considered it of interest to trace the deeper phytogeographical causes underlying a distribution of this kind. The clarification of the phytogeographical position of *Colus hirudinosus* necessitated the taxonomic definition of the monotypic genus *Colus*. In considering for this purpose the relations between *Colus* and some related genera we became convinced that the genus *Colus* should include

another three species in addition to *C. hirudinosus*. This discovery widened the scope of this study to much more than was originally intended.

I owe the collection of this interesting fungus to a young and enthusiastic collector SEEW FRANK, a Rehovot school-boy who also took great pains in collecting it for a second time. I have to thank Mr. K. MENDEL, of the Division of Horticultural Physiology and Genetics, for supplying data on the climate of Rehovot. I am indebted to Dr. Z. AVIZOHAR and Dr. Z. ELAZARI-VOLCANI for help in the preparation of sections and plates, and to Mr. J. PELTESOHN, B.Sc., for assistance in the preparation of the manuscript.

II. DESCRIPTION OF THE FUNGUS

Colus hirudinosus CAVALIER et SÉCHIER,

Ann. Sci. Nat., ser. 2, III, p. 251, 1835.

Receptacle scarlet-grenadin-red (according to RIDGEWAY'S standardized colours), oblong, 4—6 cm high, 1—2.5 cm broad; composed of long arms arranged in columnar fashion and anastomosing at the apex to form a clathrate dome with isodiametric meshes. The arms unite at their lower end to form a cylindrical stem. Arms triangular in section, transversely rugulose with folds measuring 1.5 mm each, tubular, walls composed of two layers of chambers. The inner layer has larger chambers measuring 2—4 mm in length, and 1.8—2.5 mm in width; the chambers in the outer layer are smaller and measure 1—2.5×1—1.5 mm. Isodiametric meshes, 11—13 in number, usually arranged in two circles and one apical mesh, each mesh measuring 1.5—4 mm across. Elongated meshes numbering 9—12, 10—14 mm long, 1½—3 mm wide at their upper as well as lower parts, sometimes bridged by a cross-bar. Stem membranous, somewhat paler in colour than the arms, walls of lower portion containing only one layer of chambers of 1.5—3 mm length and 1—1.8 mm width (Pl. XII, fig. 1).

Gleba olivaceous, then black, borne on the inner surface of the clathrate dome, fetid. Spores hyaline, elliptical, smooth, 3.75—4.5μ long, 1.5—3μ wide, the majority measuring 4.5×2μ (Pl. XII, fig. 1).

Volva reddish, oblong-roundish, 2.5 cm long, 1.5 cm broad, composed of three layers, the central layer being gelatinous. The

gelatinous layer is segmented by membranous plates. Encloses the compressed and folded receptacle, in the centre of which lies the gleba (Pl. XII, figs. 1, 2, 3).

The volva develops from mycelial strands which ramify in the substrate. It is later ruptured at the top by the pressure of the expanding receptacular folds. The gleba is then shifted to the apex and adheres to the clathrate meshes and sometimes to the upper portion of the arms.

Habitat

In sandy loam rich in organic matter mixed with plant remnants; between mosses, below hedges of cacti.

Locality

Rehovot, Palestine, 21.1 and 18.2.1940, leg. SEEW FRANK (Herb. Agr. Res. Sta., Rehovot).

Distribution

Previously found in Southern France, Spain, Portugal and in Australia (7). The species is the only one hitherto described for the genus *Colus* (Text-fig. 1).

III. PHYTOGEOGRAPHICAL SIGNIFICANCE

If we attempt to ascertain the significance of this distribution of *Colus hirudinosus* and to determine whether it is subject to the same laws which govern the distribution of higher plants, we find that this question is not easily answered. Whilst the fungus had been collected only in the countries of the Western Mediterranean a scheme of its distribution could be drawn up without difficulty. This was done by EDUARD FISCHER (15) who considered it to be of Mediterranean distribution. However, CUNNINGHAM'S (7) publication of new collections of *C. hirudinosus* in Australia render the distribution of the fungus disjunctive and not readily interpreted. Although similar disjunctive distributions are by no means infrequent among phanerogams, the closer study of the plants in question usually reveals historico-geographical factors to account for these puzzling phenomena. In the case of fungi such irregular distribution is generally being explained by the ease with which fungal spores may be dispersed over wide areas. This conception was demonstrated by us to be incorrect in 1921 (25), when we made the first attempt to trace the

historical and geographical development of the fungal flora of a country and thus to apply the laws of biogeography to the study of fungi. Unfortunately the history of the geographical development of fungi is being much neglected to the present day.

With regard to the mechanism of dispersion of *Colus* as well as of other *Phallineae* it must be emphasized that their spores are extremely unsuitable for dissemination over long distances, as they adhere to each other in masses even when dry. The fungus is hygrophilous in character and, as was noted above, is limited to humid habitats. This, as will be discussed later, is also in accordance with its geographical distribution. A dispersal by spores therefore appears very unlikely. Moreover, all attempts to induce germination of the spores of *Colus* and of other *Phallineae* have so far failed (18).

The causes underlying the disjunctive distribution of *Colus hirudinosus* cannot therefore be recent or mechanical in nature. In the following we wish to trace these causes; for this purpose we shall first have to define the taxonomic relationships between the genus *Colus* and kindred genera, in the hope of ascertaining new facts which may be of help in elucidating the geographical origin of our fungus.

IV. TAXONOMY OF THE GENUS *COLUS*

For the correct appreciation of the geographical relations of *Colus hirudinosus* the knowledge of the taxonomic position of the genus is indispensable, in particular as the opinions of systematists on this subject diverge widely. Thus CUNNINGHAM (7) considers the *Clathrella delicata* (Pl. XII, fig. 7) found in Ceylon to belong to the genus *Colus*, while Ed. FISCHER (18) does not admit this to be so. We therefore have to obtain first a clear conception of the taxonomic relationships of the genus.

The genus *Colus* belongs to that division of the *Clathraceae* the receptacle of which is composed of arms that anastomose to form a latticed, or clathrate, structure. *Colus*, as outlined above, possesses a receptacle with a short, cylindrical, stem-like base; at its upper end the stem finds its continuation in a number of arms arranged in columnar fashion, and the arms in turn converge apically to form a clathrate dome (Pl. XII, fig. 1). The second genus in this division is *Clathrus* from which the whole family takes its name. The recep-

tacle of *Clathrus* is stemless and entirely clathrate, and lacks the columnar arms described above. This delimitation of the genera is accepted by both Ed. FISCHER (18) and CUNNINGHAM (7), the two principal taxonomists of the *Phallineae*. But FISCHER differs from CUNNINGHAM by creating a separate genus called *Clathrella*; this is meant to comprise all those *Clathrus*-like forms which possess receptacles with arms that are slender and either composed of only a few layers of chambers or tubular in structure, and with lower portions distinct from the upper portions by not being clathrate (Pl. XII, figs. 4, 5, 6, 7, 8). *Clathrus*, on the other hand, is held by FISCHER to include only types which have entirely clathrate receptacles with thicker and more massive arms that are composed of many layers of chambers and are never tubular. However, CUNNINGHAM challenges the creation of the genus *Clathrella* as unfounded and unites all the above-mentioned forms with the genus *Clathrus*.

The anatomical features described, and especially the fact that the lower portion is not clathrate, approach *Clathrella* to *Colus* where the receptacle is similarly constructed and is characterized by a still more pronounced dissimilarity of its basal and apical portions. In *Colus* — as outlined above — the arms of the receptacle, above the stem, are usually arranged in columnar fashion, i. e. the clathrate meshes may be regarded as vertically elongated, while at the apex the meshes are isodiametric and truly clathrate. FISCHER's latest morphological conception of *Clathrella*, which has been quoted above, led him to certain misdeterminations which have been pointed out by CUNNINGHAM. Thus FISCHER (15) in 1890 described a form from Australia with cylindrical base and columnar arms as *Colus Muelleri*, but in 1933 (18) altered its name into *Clathrella pusilla*, although he admits that this form "durch ihren deutlichen Stil zu *Colus* ueberleitet" (Pl. XII, fig. 4). In our opinion FISCHER's original nomenclature was correct, as the fungus is a real *Colus* and should remain in that genus. The same mistake appears to us to have been made by FISCHER (16) with regard to *Clathrella Stahelii* which was found in Surinam (Pl. XII, fig. 5). This fungus also possesses columnar arms, or vertically elongated meshes, at the lower portion of its receptacle and more or less isodiametric meshes at the apex. These features would certainly justify its inclusion in the genus *Colus* and FISCHER (16) himself recognized as much and even considered the possibility

of uniting the two genera. He wrote: "Man koennte daher geneigt sein *Clathrella* mit *Colus* zu vereinigen, wenn nicht die typischen Vertreter der ersteren Formen mit fast gleichmaessig gitterigem Receptaculum waeren, wie *Clathrella chrysomycelina*". (Pl. XII, fig. 8). But FISCHER did not draw the consequences from this clearly logical analysis. His description of the principal morphological features of *Clathrella Stahelii*, viz. the vertical meshes at the lateral portion, should have caused him to include that fungus in the genus *Colus* and to reserve the name *Clathrella* for only those forms which possess an entirely clathrate receptacle. But FISCHER, instead, left *C. Stahelii* in the genus *Clathrella* although he himself realized that it is distinct from the typical representatives of the latter, which possess a receptacle clathrate in the lateral as well as the apical portions (Pl. XII, fig. 5).

Another form of *Clathrella* to be more properly included in *Colus* appears to be *Clathrella Treubii* which was described by BERNARD (3) from Java and Sumatra in 1906. This fungus also possesses vertically elongated meshes at the lower portion, and isodiametric meshes at the apex of its receptacle (Pl. XII, fig. 6). According to BERNARD's description the anatomical structure of the arms closely resembles that found in *Colus hirudinosus*. Transverse sections of the arms in both fungi reveal still smaller chambers in the peripheral portion. This fact was also noticed by FISCHER (16) who wrote: "Der Bau der Aeste von *Colus hirudinosus* stimmt sehr mit dem der *Clathrella Treubii* ueberein. Man koennte daher geneigt sein, *Clathrella* mit *Colus* zu vereinigen".

In spite of their pronounced resemblance to *Colus*, CUNNINGHAM (7), who objects to the creation of the genus *Clathrella*, includes two of these species, *Cl. Muellerei* (= *Cl. pusilla*) and *Cl. Treubii*, (*Cl. Stahelii* was unknown to him) in the genus *Clathrus*. On the other hand he himself in his key to the genera (p. 183) characterizes *Colus* as possessing a "receptacle clathrate above, arms below columnar" and *Clathrus* as having its "receptacle sessile . . . , clathrate". His nomenclature of these species therefore appears just as inconsequent as that by Ed. FISCHER.

In our opinion the three species mentioned last can neither be attached to *Clathrella* nor to *Clathrus*, but have to be included in the genus *Colus*. We consider that *Colus* should primarily be character-

ized by the vertically elongated meshes at the lateral portion of the receptacle, and the more or less isodiametric meshes at the apex. In order to define accurately the respective portions to which each of the two types of meshes may extend, we suggest that in *Colus* the apical isodiametric meshes shall not as a rule descend below the equatorial zone of the receptacle. At any rate the vertical columnar arms shall not commence lower than at this zone, while in species of *Clathrella* possessing somewhat elongated meshes, e. g. *C. chrysomycelina* or *C. delicata* (Pl. XII, figs. 7, 8), these are found only at the base. On the other hand we attach much less importance to the cylindrical stem which has been so strongly emphasized as generic characteristic of *Colus* by both FISCHER and CUNNINGHAM. This feature does not appear to us to be characteristic of the genus, as it also appears in types of *Clathrella* (according to FISCHER) or of *Clathrus* (according to CUNNINGHAM) e. g. in *C. chrysomycelina* (Pl. XII, fig. 8).

We are therefore of the opinion that the genus *Colus* should henceforth include the four species *C. hirudinosus*, *C. pusillus*, *C. Treubii* and *C. Stahelii*. The taxonomic distinctions between these species can be finally decided only by a comparative study of their morphology. What is so far known on the subjects — as a result of our study of *C. hirudinosus* and FISCHER'S and CUNNINGHAM'S studies of the other species — appears to permit a subdivision of the genus according to the morphology and anatomy of the arms of the receptacle. We may distinguish between the species with cylindrical arms possessing only one layer of chambers (*C. stahelii*) which might be called the sub-genus *Cylindrocolus* and those with angular arms possessing two layers of chambers, approximately two small chambers in the outer layer being arranged opposite one larger chamber in the inner layer. This subgenus may be called *Angulocolus* and comprises the remaining three species. Among these *C. Treubii* appears to have no stem, but — as pointed out by FISCHER (16) — this feature is still doubtful (Pl. XII, fig. 6); *C. hirudinosus* has a stem and small apical and narrow lateral meshes the upper portion of which is of the same width as the lower portion (Pl. XII, fig. 1). *C. pusillus* also has a stem, but its apical meshes are bigger, and the lateral meshes are much wider at their upper than at their lower portion (Pl. XII, fig. 4). This pattern is also found in the lateral meshes of *C. Treubii* and *C. Stahelii* (Pl. XII, figs. 5, 6).

I. SUBGENUS *Cylindrocolus*

1. *Colus Stahelii* (ED. FISCH.) I. REICHT.
Syn. *Clathrella Stahelii* ED. FISCHER (1928).

II. SUB-GENUS *Angulocolus*

2. *Colus hirudinosus* CAV. et SÉCH.
Syn. *Clathrus hirudinosus* TUL. (1849).
3. *Colus pusillus* (BERK.) I. REICHT.
Syn. *Clathrus pusillus* BERKELEY (1845).
Colus Muelleri ED. FISCHER (1890).
Clathrella pusilla (BERK.) ED. FISCHER (1900).
Simblum Muelleri (ED. FISCH.) LLOYD (1909).
4. *Colus Treubii* (BERN.) I. REICHT.
Syn. *Clathrella Treubii* BERNARD (1906).

The fact that the three species of *Clathrella* which we included in the genus *Colus* show close inner relationships with each other as well as with the genus *Colus* has been indicated by FISCHER (18) when he united them in a separate group Bb at the end of his review of the genus *Clathrella* and characterized them as follows: "Untere Gittermaschen des Receptaculum vorwiegend in vertikaler Richtung verlaengert, daher die unteren Gitteraeeste vertikal saeulenfoermig".

The genus *Colus*, after our definition, will therefore be distinct from both *Clathrus* and *Clathrella* by the vertically elongated meshes with columnar arms of the lateral portion of the receptacle, while the latter two genera have entirely clathrate receptacles. *Clathrella* will be distinguished from *Clathrus* by the delicate structure of its arms which possess but few layers of chambers. CUNNINGHAM (7) is certainly wrong in including *Clathrus delicatus* Berk. et Br. in the genus *Colus* (Pl. XII, fig. 7). This form possesses characters typical of *Clathrella* (or in CUNNINGHAM's sense of *Clathrus*) as the more or less isodiametric meshes descend almost to the base of the receptacle and there are no vertically elongated meshes in the equatorial zone. FISCHER (18) therefore rightly includes it in the genus *Clathrella*.

This morphological delimitation of the genus *Colus* and its species now enables us to arrive at a clearer conception of the distribution of the genus. To the previously mentioned localities

where *C. hirudinosus* was found to occur, viz. Algeria, Spain, Portugal, France, Australia, and lately Palestine, we therefore have to add Java and Sumatra for *C. Treubii*, Surinam for *C. Stahelii*, and again Australia for *C. pusillus* (Text-fig. 1).

V. PHYTOGEOGRAPHICAL DEFINITIONS

The taxonomic analysis of *Colus* revealed facts of importance for the phytogeographical consideration of the genus, firstly by the discovery of additional species, and secondly by the resulting enlargement of the area of distribution of the genus. The distribution of the other species newly included in *Colus* will facilitate our appreciation of the deeper causes underlying the peculiar distribution of *C. hirudinosus*. We shall therefore first attempt to clarify the phytogeographical position of the whole genus and shall then proceed to do the same for *C. hirudinosus*. The distribution of the latter cannot be correctly appreciated except in the light of the plant historical fate of the genus.

Before all we have, however, to be quite clear as to what exactly we wish to determine by the phytogeographical analysis of a species, genus, or of an even higher taxonomic unit. In our opinion there are four problems which primarily concern us in a study of this kind: firstly, what is the present area of distribution of the plant? Secondly, what are the environmental factors most favourable for the development of the plant? Thirdly, where is the original home of the plant and its centre of development? Fourthly, which routes has the plant had to follow in order to reach its present area of distribution? These four questions are really identical with those to be answered in the phytogeographical analysis of every floristic area. They represent the geographical, ecological, genetical, and migratory, aspects of geo-botanical characterization. These problems have occupied phytogeographers from the time of ALEXANDER VON HUMBOLDT, and the flora of various countries has accordingly been divided into separate plant groups, the so-called "elements". Unfortunately, the term element has caused the greatest confusion owing to the fact that almost every writer used it in a somewhat different sense. Following a similar suggestion by BRAUN-BLANQUET (6) we attempted in 1921 (25) to end this state of confusion by proposing internationally acceptable terms to denote the groups of plants to be created

by three of the four above-mentioned approaches to the problem. It was suggested that (a) in characterizing plants according to their recent distribution the term *component* should be used; (b) in characterizing plants according to their origin the old term *element* should be retained, and (c) in characterizing plants according to their migration the term *migrant* should be employed. Characterization after the ecological conditions was not considered by us at the time. But these proposals have been used by only few phytogeographers. However, confusion increased and some writers altogether ceased to use that notorious term "element" and evaded it by employing alternative terms. Thus WANGERIN (30) and GROSSHEIM (19) used "Arealtypus" or "type", respectively, as units in the description of recent distribution, while POPOV (24) in describing the origin of plants used the term "flora" and thus returned to a term which WILDENOW (32) employed as early as 1802. The confused conception of "element" thus greatly complicated phytogeographical study.

The significance of this important problem is elsewhere being dealt with in detail (27). Here we only wish to indicate briefly the terms we suggest which we shall also employ in this paper. We still feel that in order to escape the present confusion separate terms must be employed to denote the units used in describing each of the four aspects mentioned above. Unless such terms are found further misunderstandings will be unavoidable even where the kind of element meant by the author is indicated every time [e. g. the geographical element, genetical element, and historical element proposed by JEROSCH (21)]. We therefore wish to maintain the proposals made in 1921 to the effect that the term *element* should be reserved for the genetical characterization of plant groups, while the terms *migrant* and *component* should be used for the outline of migration and of recent distribution, respectively. Lastly, we now propose the term *type* for the units used in ecological characterization, which has so far been neglected. As quoted by DEGELIUS (8) this term was used in a similar sense as far back as 1835 by WATSON (31), who characterized one of the groups of plants he described as an "atlantic type". A term denoting the ecological range of plants has hitherto been lacking. DEGELIUS (8) himself follows indiscriminately in the old tracks and, in speaking of "oceanic elements", employs "element" for ecological characterization. Further back STERNER (28)

wrote on a continental "element". This introduction of the ecological aspect has further blurred and obscured the term element. In order to evade this confusion EMBERGER (11) appears to have created the term "étage" for ecological characterization.

The separate consideration of the ecological aspect is to-day important in every phytogeographical analysis. This requirement cannot be met, as proposed by EIG (9, 26), by attaching additional ecological significance to the already overloaded term element. A separate term is required and in our opinion the term *type* should be used for the purpose. This term should therefore not be used in the geographical sense of WANGERIN (31) and GROSSHEIM (19) but should be reserved for ecological characterization as apparently intended by WATSON in 1835.

In the following analysis of the distribution of the genus *Colus* and its species we shall adhere to the four aspects as they are stated above, and shall attempt to refer the genus to the group of plants into which it belongs.

VI. AREA

The floristic area covered by the genus *Colus* thus has the



Text-fig. 1. Distribution of the genus *Colus*.

following range: *C. hirudinosus* has been collected in New South Wales, North Africa (neither FISCHER (18) nor CUNNINGHAM (7) state the exact localities), Spain, Portugal, Southern France (Toulon) and Palestine (Rehovot). *C. Treubii* was found in Java and Sumatra, *C. pusillus* in Western Australia and New South Wales, and *C. Stahelii* in Surinam. According to the phytogeographical definitions given above the genus *Colus* is therefore to be characterized from a floristic-geographical point of view as a Pantropical-Mediterranean component. *C. hirudinosus* is to be regarded as a Palaeotropical-Australian-Mediterranean component, *C. Treubii* as a Palaeotropical-Malayan component, *C. pusillus* as a Palaeotropical-Australian component, and *C. Stahelii* as a Neotropical component (Text-fig. 1).

VII. ECOLOGY

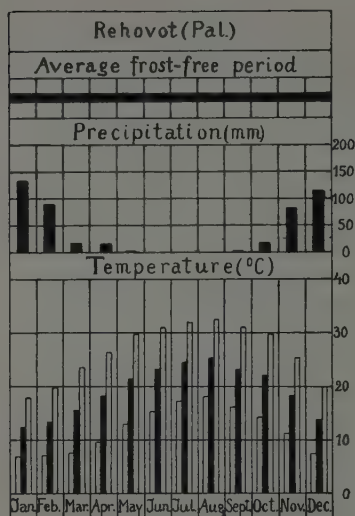
The genus *Colus*, is chiefly restricted to tropical countries. The only species which migrated to a drier climate is *C. hirudinosus*.

Tropical climate is characterized by two environmental factors: a high and uniform temperature and amount of rainfall which together results in high atmospheric humidity. In Malaya, where *C. Treubii*, and in Surinam, where *C. Stahelii* was collected, the genus still meets with the optimum conditions of its development. *C. pusillus* occurs in the tropical part of Australia (Queensland); it is also found in drier Western Australia and Victoria but here, according to CUNNINGHAM (7), it is restricted to the proximity of rivers near the coast, where humidity is high. *C. hirudinosus* is thus the only species with a wider ecological range. In Australia itself it occurs in the almost tropical portion of New South Wales near rivers and close to the coast. The localities where this species was collected at the Mediterranean represent the ecological conditions differing widest from those prevailing at the centre of its distribution. But closer examination of these localities reveals why the fungus could establish itself there. Portugal has a typically oceanic climate (1729 mm annual rainfall at Porto); Southern France also has rather a high annual rainfall (700—1000 mm) and the same is true of Algeria (750 mm) which in addition possesses a high atmospheric humidity. The only localities which appear problematic are Spain and Palestine.

As regards Spain, the exact place where the fungus was found is unknown to us, as CUNNINGHAM (7), from whom we quote this collection, does not mention it. If this locality is situated on the west coast of Spain, conditions would be more or less similar to those in Portugal. If, on the other hand, the fungus was collected on the east coast the locality would have a much lower annual rainfall amounting to about 500 mm. This low level of rainfall also applies to our new locality in Rehovot, Palestine, where the average annual rainfall during the last 8 years was 510 mm. These climatic conditions are seen to differ essentially from those under which *C. hirudinosus* originated.

We shall now have to deal with the question how *C. hirudinosus* succeeded in adapting itself to those new localities which are so hot and dry during the greater part of the year. To answer this question we have to consider the mode of development of the fungus. This is seen to have undergone a radical change. In Australia this and the other species of *Colus* frequently found there may develop at all seasons of the year, even in summer, as they have always sufficient moisture available. But in Palestine the growth of *C. hirudinosus* is restricted to the winter season and especially to the months with the highest rainfall when atmospheric humidity reaches its maximum. Thus the fungus appeared at Rehovot in January and February, when precipitation is greatest (amounting to 40% of the annual rainfall), atmospheric humidity is highest (monthly mean about 80%), and temperatures are lowest, and when khamsins (hot and dry winds), the dreaded enemies of all hygrophilous plants, do not occur (Text-fig. 2). The appearance of the fungus has thus been limited to that period of the year when it can complete the course of its development most rapidly under conditions corresponding to its ecological requirements. The development of the fruit from the egg stage takes one day or even less; the fruit-body collapses soon after, and strands of mycelium remain hidden in the soil, protected against heat and drought.

The low temperatures prevailing in Rehovot in January and February (average monthly minimum about 7°C) do not seem to impair the vitality of *C. hirudinosus*. It must therefore be concluded that the factor deciding its distribution is humidity.



Text-fig. 2.

Diagrammatic representation of the climate of Rehovot (Palestine) showing average frost free period, mean monthly precipitation, and average (black column), minimum (left white column), and maximum (right white column) temperature.

By courtesy of Dr. H. OPPENHEIMER and Mr. K. MENDEL.

As regards the edaphic conditions under which the fungus occurs these are also seen to be such as to counteract the hardships of the Palestinian summer. *C. hirudinosus* grows protected by fences, or better still by irrigated hedges, where the soil is rich in organic matter, decaying leaves, and plant remnants. Soil of this type is not easily dried out by the sun, and the danger of drought is thus minimized.

Similar ecological conditions may be expected to prevail in the other Mediterranean localities of *C. hirudinosus*, especially if it occurs on the east coast of Spain. — The conditions described above as favourable for the fungus now enable us to define its ecological requirements more precisely. We have seen that high humidity is absolutely indispensable for the normal development of the fungus, and that three out of the four species of the genus are restricted to more or less tropical regions. From an ecological point of view the genus *Colus* and its four species may therefore be characterized as an oceanic-tropical type.

VIII. ORIGIN

As pointed out elsewhere (25), the question after the origin of a plant or plant group is composed of two distinct questions, viz.

(a) when and (b) where did the plant originate? We shall first attempt to answer the first question, as the answer to the second is closely linked with it and follows from it.

WILLIS (33) has demonstrated that plants with very widely distant areas of distribution are bound to be of very ancient origin. In accordance with this conception therefore we may at once assume that the genus *Colus*, the area of distribution of which extends from Australia over Malaya and the Mediterranean until South America, must be very old; our task will be to define the age of the genus more closely.

In the case of higher plants, especially in northern countries, fossil specimens often furnish valuable clues to the approximate age of a plant. However, with fungi which are not easily conserved, the discovery of fossil remnants is certainly not to be expected, in particular not in tropical regions where even fossils of higher plants are difficult to find. Thus the only remaining means to our end is what ENGLER (14, p. 1008) recommended for investigations into the origin of tropical plants: the study of their geographical distribution in conjunction with the careful consideration of their taxonomic relationships. ENGLER (12) also was the first to draw attention, in 1879, to the relations existing between certain phanerogams occurring in Africa and South America on the one, and in Australia on the other hand. He further made the first attempt, in 1905 (13), to explain the disjunction of the areas of distribution of some higher plants by pointing out that these areas had been continuous with one another in earlier geological epochs. He thus explained disjunctive distributions of plants in South Africa and South America by the existence of the South Atlantis which united these two continents in the Jurassic period.

As regards the problem of the origin of the genus *Colus* this can clearly only have taken place at a time when the three continents where species of the genus occur, i. e. Australia, North Africa, and South America, were linked with each other. It may be suggested that North Africa was later migrated to, and this would appear partly true because, as pointed out below, the whole of North Africa is of more recent formation. However, a southern part of Africa must have existed as a link between Australia and South America as otherwise the species of *Colus* could not have been distributed

from Australia to America or conversely. A continent of this type was constituted in ancient times by the Holonotis (according to ARLDT's (1) terminology). We know that the Holonotis existed during the entire Palaeozoic era and during the first half of the Mesozoic era until the middle of the Jurassic period. Fungi are certain to have existed as early as in the Palaeozoic era. This era was dominated by cryptogams — the lepidophytes. Fungi which constitute one of the earliest phylogenetic stages in the development of the plant kingdom therefore undoubtedly existed at that time. But unfortuna-



Text-fig. 4. Palaeogeographical map of the Jurassic period [after ARLDT (1)].

tely, for the reasons outlined above, almost no fossil specimens of fungi have been forthcoming. The ancestors of *Colus* at any rate are bound to have existed during the early Palaeozoic era. The closely related genus *Clathrella* may probably be considered to have originated during that era while the Holonotis still existed, as it occurs in South America on the one, and Australia on the other side, while its centre of distribution is in tropical Africa.

However, the position with regard to *Colus* is materially different. Not a single specimen of this genus has, at least so far,

been found in tropical or South Africa. The centre of formation of three out of its four species appears to have been situated in the Malaiis, i. e. the continent which comprised the Malayan islands and part of Australia. The genus must therefore have originated at a period when the chances of its distribution to tropical or South Africa were very slight, as it would otherwise most probably have penetrated there. This appears to have been the case during the Lower Triassic period. At that time Australia and the Malay Islands were united with Africa and South America to form the continent known



Text-fig. 3. Palaeogeographical map of the Triassic period [after ARLDT (1)].

as Holonotis (Text-fig. 3). Shortly afterwards the Malay Islands were severed from Australia, and in the Jurassic period the Thetis — the ancient Mediterranean Sea named by ARLDT (1) the Mediterranean — formed a southeasterly arm, called the Ethiopic, which cut off the greater part of Africa from the eastern Gondwanis and only left a narrow bridge to link the Gondwanis with the South Atlantis i. e. South Africa and South America (Text-fig. 4). During this latter period, then, the distribution of the genus *Colus* from the Malaiis to the South Atlantis could only have taken place by way of

South Africa, and its species should consequently have been found in tropical Africa. As such findings have so far not been forthcoming we may refer the period during which *Colus* migrated from the Malaiis to North Africa and South America into an epoch when the Ethiopic had not yet been formed. This was the case during the Lower Triassic period. The species of *Colus* were then able to spread in the north of the Holonotis, along the south coast of the Mediterranean or Thetis, and further to the western part of the South Atlantis, without having to pass through the southern parts of Africa. In fact, the sea coast, which was certainly less densely populated with trees and where humid conditions prevailed, also afforded the most suitable route of migration of the fungus from an ecological point of view. The above mentioned present day distribution of *Colus* — always more or less in proximity of the coast and in open localities — agrees well with this conception.

A second period during which the migration of *Colus* to its present localities must be considered as possible is the Lower Eocene; although at that time the Gondwanis was no longer in existence, Australia was then directly linked with Africa by the ancient northern continent Angaris. But as many geologists are still doubtful about this junction we prefer the former hypothesis of a migration over the Holonotis during the Lower Triassic period.

Summing up, it may therefore be stated, that the genus *Colus* must already have existed during the Lower Triassic and that the centre of its origin is situated in the eastern Gondwanis, the so-called Malaiis. The genus *Colus* may thus be denoted in respect of the time of its origin as a Triassic element, and in respect of the place of its origin as an East Gondwanian element. *Colus hirudinosus*, *C. Treubii*, and *C. pusillus* share the historical fate of the genus and have originated in the East Gondwanis. The only one of these three species which has migrated from its place of origin is *C. hirudinosus*. *C. Stahelii*, on the other hand, does not appear to have formed at the centre of origin of the genus but to have originated in the opposite end of the Holonotis, in the western South Atlantis. As this fungus closely resembles *C. hirudinosus* by the small size of the isodiametric meshes at the apex and the reduction of the outer layer of chambers in the walls of the receptacular arms. These chambers are small in

C. hirudinosus and absent in *C. Stahelii*, while they are larger in the remaining species of *Colus*.

IX. MIGRATION

We shall now proceed to discuss the routes followed by the various species of *Colus* in their migration. We concluded in the previous chapter that *C. hirudinosus*, *C. Treubii*, and *C. pusillus* have originated in the East Gondwanis, i. e. in the ancient Australo-Malayan region. In any case the latter to-day represents an important centre of development of these species the ancestors of which may have migrated there from another continent. *C. Treubii* and *C. pusillus* apparently remained in that region, while *C. hirudinosus* was the only species that embarked on a long journey to the northwest, and may later have given rise to *C. Stahelii*. The questions to be answered are therefore (a) which route was followed by *C. hirudinosus* in its migration to Palestine and the western Mediterranean, and (b) when did this migration take place?

In agreement with our assumption that *Colus hirudinosus* started to migrate from the East Gondwanis (Australia) and continued along the south coast of the Thetis or Mediterranean, most palaeogeographers hold that during the Lower Triassic period the whole of North Africa and Palestine existed as a continent (Text-fig. 3). The fungus may therefore well have settled there. However, there is no doubt that it could not have persisted where it settled first as North Africa and Palestine were submerged by the sea during the Cretaceous period and the Eocene (4, 22). *C. hirudinosus* must then have withdrawn southwards to the Northern Sudan in the east, and the Ahagar region in the west of Africa, where it met with favourable tropical conditions. Here, in the neighbourhood of the regions where the south coast of the Mediterranean had shifted to, the fungus may be thought to have passed the entire Cretaceous and Eocene periods. During the Oligocene Palestine and the whole of North Africa, except the Cyrenaica and Lower Egypt, were recovered by land. *C. hirudinosus* now had occasion to return to its former localities, reaching the South of Palestine by way of the Sinai Peninsula. The latter, which to-day forms a desert barrier to the distribution of tropical plants, at that time possessed a humid, tropical climate and thus provided a suitable passage for the fungus. In Pa-

lestine *C. hirudinosus* met at that period with favourable conditions and must therefore have spread over the entire coastal region. As has recently been shown by PICARD (23) the Palestinian climate became much drier during the Miocene, or at any rate during the upper half of this period, and approached present climatical conditions (Text-fig. 2). The fungus was then restricted to the more humid localities where it persisted to the present day. The migration of *Colus hirudinosus* to Palestine could therefore only have taken place in the Oligocene or at most in the Lower Miocene. Later the subsequent climatic change and the deserts it created in the South of Palestine would have prevented the fungus from penetrating into Palestine.

In the west *C. hirudinosus* could not during the Oligocene spread further north than Morocco-Algeria as no connection with Europe existed there during that period. This connection was only formed in the Miocene by the union of the rudimentary Iberian Peninsula with Morocco, and possibly also by a smaller bridge between Tunisia and South Italy (1). Our fungus was thus given the opportunity of migrating to the European regions of the Mediterranean. But the lower level of humidity in Southern Europe restricted its distribution to the coast and especially to the western portion of the Mediterranean which is known to be more humid than the east. For this reason *C. hirudinosus* did not penetrate further than France. In view of the fact that not a single specimen of the fungus has so far been found either in well-explored Italy or in the humid parts of the Balcan Peninsula, such as Dalmatia, it therefore appears likely that the migration to Southern Europe proceeded by way of the Iberian Peninsula and not through Italy.

Reviewing the migrations of *Colus hirudinosus* we thus observe that they may be divided into two or three distinct migratory phases which took place at different epochs. The first migration went from ancient Australia, which then belonged to the East Gondwanis, to Palestine and North Africa, respectively. The fungus then withdrew before the transgressing sea of the Cretaceous and Eocene periods to the Northern Sudan and the Ahagar region; from there it eventually returned, in the second migratory phase, to its former localities in Palestine and Morocco-Algeria. The first migration took place in the Upper Triassic period of the Mesozoic era, while the second was in

the Oligocene and perhaps in the Lower Pleiocene. In North Africa *C. hirudinosus* during the Miocene embarked on yet a third migration which carried it to South-West Europe. As far as the first migration is concerned *Colus hirudinosus* may thus be denoted in respect of the time of migration as a Triassic migrant, and in respect of the continent whence migration proceeded as an East Gondwanian migrant. As regards the second migration the fungus is to be considered an Oligocenian migrant according to the period of that migration, while in respect of the starting point of the latter it has to be regarded in Palestine as a Sudanian migrant and in Morocco-Algeria as an Ahagarian migrant. Finally, in respect of the third migration to the Iberian Peninsula and France, *C. hirudinosus* represents a Miocenian and Morocco-Algerian migrant, respectively.

X. DISCUSSION

The points of view outlined in the foregoing chapters may perhaps throw light on some phytogeographical phenomena which have hitherto been difficult to interpret. Thus one question which has for many years held the attention of various biogeographers so far remains open: how did the flora of the subtropical Ethiopian oases penetrate into the Jordan Valley and the Palestinian Coastal plain? The typical representatives of this flora in Palestine are, among others, various species of *Acacia*, *Moringa*, *Salvadora*, *Calotropis*, and *Eragrostis bipinnata*. Similarly species representing types from subtropical Ethiopia are also found among the Palestinian fauna. EIG (9) called these plants the Sudano-Deccanian element, and BODENHEIMER (5) accepted this name for the animals. The first to investigate the origin of this element and its immigration into Palestine was TRISTRAM (29) who in 1884 placed the immigration into the Miocene, while HART (20) considered it to have taken place during the Post-Pluvial period. In recent years EIG has twice discussed this subject. In his first paper in 1931 (9) he agreed with HART in regarding the immigration as Post-Pluvial. In the second paper (10), published after his death, he revised this opinion and expounded the theory that the Sudano-Deccanian element must have invaded Palestine during the Pluvial period. Quite recently zoological evidence (2) has been quoted in support of the theory that the immigration occurred during the Pleistocene period.

In our opinion the results of our study of the migration of *Colus hirudinosus* to Palestine permit us to answer the above problem accurately. If the immigration of the Sudano-Deccanian element would have taken place during the Pluvial, the migrants would have had to pass through the Sinai Peninsula and Southern Palestine, where, according to PICARD's researches, there existed already at that period a desert which would certainly have served as a climatic barrier to all tropical or humid plants and animals. PICARD (23) who investigated the question from a geological point of view writes on the supposed Pleistocene migration as follows: "... a migration of terrestrial elements would be ... little encouraged by the semi-arid and arid conditions of the South Palestinian-Sinaitic-East Jordan desert". It has above been emphasized that according to PICARD's (23) researches this modern climatic differentiation of Palestine has existed from the Miocene, so that the immigration could not have occurred at that period either. We therefore have to place it into an earlier epoch, the Oligocene and perhaps the Lower Miocene. This corresponds with the geological fact that at the beginning of the Oligocene Palestine became a continent while till then it had been covered by the sea of the Cretaceous and Eocene periods. It also appears probable that the immigration commenced just in the Oligocene as all the terrestrial organisms, plants and animals, previously crowded back to the south, were at that period given the possibility to re-expand and may be assumed to have exploited this opportunity fully and immediately.

Another conclusion we may draw from our study of the distribution of *Colus hirudinosus* may be of importance for the knowledge of the geographical-ecological amplitude of tropical plants. The occurrence of this fungus in colder but humid climates may be taken to indicate that tropical types of plants, which in their native country are accustomed to higher mean temperatures, may well tolerate the much lower temperatures in more northerly regions provided their high moisture requirements are met. A similar phenomenon has been observed by DEGEIUS (8) with regard to oceanic lichens which in Western Europe are limited to mild localities. In Central Europe and elsewhere these plants may ascend to colder regions at higher altitudes which would appear to be quite unfavourable for the development of these lichens. Here again the deciding factor is humidity. Where

sufficient moisture is available both oceanic and tropical plants appear to tolerate lower temperatures. It is, however, to be assumed that a second type of plants exists in the tropics which will not survive at lower temperatures even under optimum moisture conditions.

XI. SUMMARY

The collection in Palestine is reported of *Colus hirudinosus* which has so far been known only from Australia and the western Mediterranean. The morphology and habitat of the fungus are described.

A taxonomic comparison of *Colus* with the kindred genera *Clathrus* and *Clathrella* led to a more accurate morphological delimitation of the three genera, which revealed that three species hitherto attached to the two other genera should be included in the genus *Colus*.

The three renamed species, *Colus Treubii*, *C. pusillus*, and *C. Stahlii*, are all natives of tropical countries, occurring in Australia, Java, Sumatra, and Surinam (Guayana).

As the result of a critical analysis of the current methods of phytogeographical classification it is proposed that the geographical, ecological, genetic, and migratory aspects should be kept distinct for this purpose and should be denoted by separate terms. Geographically a group of plants should be characterized as a component, ecologically as a type, genetically as an element, and migratorily as a migrant.

The phytogeographical position of the species of *Colus* is discussed under these four aspects.

All species, including *C. hirudinosus*, are found to be tropical components.

The examination of the ecology of the species of *Colus* and especially of *C. hirudinosus* in Palestine shows that all are hygrophilous or oceanic types. *C. hirudinosus* has adapted itself to the semi-arid climate of Palestine without losing its oceanic character.

An attempt is made to determine the place and period of origin of *Colus* and its species. It is concluded that the centre of formation of the genus appears to lie in the Eastern Gondwanis and that the

genus must already have existed during the Lower Triassic period, i. e. the genus represents an East Gondwanian and Triassic element.

As regards the period and route of the first westward migration of *Colus hirudinosus* the species may be considered an East Gondwanian and Triassic migrant. In respect of the second migration, to Palestine, it may be called a Sudanian and Oligocene migrant. With regard to its later migration to Southwest Europe the species is to be denoted as a Morocco-Algerian and Miocene migrant.

The conclusions arrived at in the study of the migration to Palestine of *C. hirudinosus* are regarded as relevant to the controversial question of the period at which the Sudano-Deccanian plants and animals penetrated into Palestine. This must have taken place in the Oligocene, and not later than in the Lower Miocene, as the South Palestinian and Sinaitic deserts formed afterwards would have prevented a later subtropical immigration.

REFERENCES

1. ARLDT, Th. (1919). Handbuch der Palaeogeographie, 2 vols. Leipzig.
2. BATE, D. M. A. (1934). A fossil wart-hog from Palestine. *Ann. & Mag. of Nat. Hist.*, Ser. 10, 13:120 [cited after PICARD (23)].
3. BERNARD, Ch. (1906). Une interessante Phalloïdée de Java, *Clathrella Treubii* n. sp. *Ann. du Jardin Bot. de Buitenzorg*, 2. Ser., 5:299—310.
4. BLANCKENHORN, M. (1914). Syrien, Arabien und Mesopotamien. *Handbuch der regionalen Geologie* 5, 159 pp.
5. BODENHEIMER, F. S. (1935). Animal Life of Palestine. Jerusalem.
6. BRAUN-BLANQUET, J. (1919). Essai sur les notions d'"élément" et de "territoire" phytogéographique. *Arch. Sc. Phys. et Nat.*, 5eme, Ser. 1.
7. CUNNINGHAM, G. H. (1931). The Phallales, Part II. *Proc. Linn. Soc. N. S. Wales*, 56 (3):182—200.
8. DEGELIUS, G. (1935). Das ozeanische Element der Strauch- und Laubflechtenflora von Skandinavien. *Acta Phytogeographica Suecica* 7, 411 pp., Uppsala.
9. EIG, A. (1931). Les éléments et les groupes phytogéographiques auxiliaires dans la Flore Palestinienne. *Fedde, Repert. Spec. Nov. Regni Veget.*, Beiheft 63, 201 pp.
10. EIG, A. (1939). The vegetation of the light soil belt of the coastal plain of Palestine. *Pal. Journ. Bot., Jerusalem Ser.*, 1:255—308.
11. EMBERGER, L. (1930). La végétation de la région méditerranéenne. Essai d'une classification des groupements végétaux. *Rev. gen. de Bot.* 42:503—540.

12. ENGLER, A. (1879, 1882). Die Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. I, II. Leipzig.
13. ENGLER, A. (1905). Ueber floristische Verwandtschaft zwischen dem tropischen Afrika und Amerika sowie ueber die Annahme eines versunkenen brasilianisch-aethiopischen Kontinents. *Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss.* 180—231.
14. ENGLER, A. (1910). Die Pflanzenwelt Afrikas I. Leipzig.
15. FISCHER, Ed. (1890). Untersuchungen zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte und Systematik der Phalloideen. *Denkschr. Schweiz. Naturforsch. Ges.* 32:1—103.
16. FISCHER, Ed. (1928). Untersuchungen ueber Phalloideen aus Surinam. *Vierteljahresschrift d. Naturforsch. Ges. Zuerich* 73, 39 pp.
17. FISCHER, Ed. (1929). Eine Phalloidee aus Palestina; *Phallus roseus* Delile, und die Gattung *Itajahya* Alfr. Moeller. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.* 47:288—295.
18. FISCHER, Ed. (1933). Gastromycetaceae. *Die natuerlichen Pflanzenfamilien* 7a, 122 pp.
19. GROSSHEIM, A. A. (1936). Analysis of the Flora of the Caucasus. *Trans. Bot. Inst. Acad. Sci. USSR, Baku* (Russian).
20. HART, H. Ch. (1891). Some account of the fauna and flora of Sinai, Petra, and Wady Arabah. London.
21. JEROSCH, M. (1903). Geschichte und Herkunft der Schweizerischen Alpenflora. Leipzig.
22. PICARD, L. (1932). Zur Geologie des mittleren Jordantales. *Zeitschr. Deutsch. Pal. Ver.* 55:169—237.
23. PICARD, L. (1937). Inferences on the problem of the Pleistocene climate of Palestine and Syria drawn from Flora, Fauna, and Stratigraphy. *Proc. Prehist. Soc.* 5:58—70.
24. POPOV, M. G. (1927). A sketch of the history of development of the flora in Middle Asia. *Bull. Central-Asiatic State Univ.* 15:239—292 (Russian).
25. REICHERT, I. (1921). Die Pilze Aegyptens. *Englers Bot. Jahrb.* 56:598—727.
26. REICHERT, I. (1939). Alexander Eig als a Plant Geographer. *Pal. Journ. Bot., Rehovot Ser.*, 2:153—170.
27. REICHERT, I. A revision of some fundamental phytogeographical conceptions. (In preparation).
28. STERNER, R. (1922). The continental Element in the Flora of South Sweden. *Geogr. Annalen* 4, Stockholm.
29. TRISTRAM, H. B. (1884). The fauna and flora of Palestine. *The Survey of Western Palestine, Pal. Expl. Fund.* London.
30. WANGERIN, W. (1932). Florenelemente und Arealtypen. *Festschr. Drude, Beth. z. Bot. Centralbl.* 49 (Erg. Bd.)
31. WATSON, H. C. (1835). Remarks on the geographical distribution of British plants etc. London, [cited after DEGELIUS (8)].
32. WILLDENOW, C. L. (1802). *Grundriss der Kraeuterkunde* etc. Berlin.
33. WILLIS, J. (1922). *Age and Area*. London.

EXPLANATION OF PLATE XII

- Fig. 1. *Colus hirudinosus*. Various stages of the fruit-body. On the right an egg before rupture. On the left the mature receptacle the apex of which possesses small isodiametric meshes to which the gleba adheres, while the lateral portion consists of vertical angular arms forming elongated meshes with upper and lower parts of equal width. These arms unite basally to form a cylindrical stem. The latter is surrounded by the ruptured volva. In the right centre an overmature receptacle with collapsing upper portion (nat. size).
- Fig. 2. *Colus hirudinosus*. Longitudinal section through a young egg showing the darkish volva enclosing the lighter coloured, folded receptacle. The black central portion is the young gleba ($\times 2.5$).
- Fig. 3. *Colus hirudinosus*. Transverse section through an older egg. In the volva an outer and inner membrane and between them a wide gelatinous layer may be discerned; in the latter fragments of the segmenting plates are visible. Further inside hollow, triangular arms of the receptacle are seen cut transversely. The gleba appears in the centre ($\times 2$).
- Fig. 4. *Colus pusillus*. Receptacle with isodiametric meshes at the apex, elongated lateral meshes much wider at their upper than at their lower portion, and a cylindrical stem [after FISCHER (15)] ($\times 0.60$).
- Fig. 5. *Colus Stahelii*. Receptacle with ruptured volva adhering below, showing isodiametric meshes at the apex, elongated lateral meshes wider at their upper than at their lower portion, and a cylindrical stem [after FISCHER (16)] (nat. size).
- Fig. 6. *Colus Treubii*. Receptacle with ruptured volva adhering below. Isodiametric meshes at the apex, lateral meshes elongated and wider at their upper than their lower portion; stem appears to be absent [after FISCHER (18)] ($\times 0.35$).
- Fig. 7. *Clathrella delicata*. Receptacle consisting almost entirely of isodiametric meshes. Only the basal meshes are a little elongated. The stem appears to be absent [after FISCHER (18)] (nat. size).
- Fig. 8. *Clathrella chrysomycelina*. Receptacle consisting almost entirely of more or less isodiametric meshes. The basal meshes are a little elongated and end in a short cylindrical stem [after FISCHER (18)] ($\times 0.80$).



Fig. 1



Fig. 2

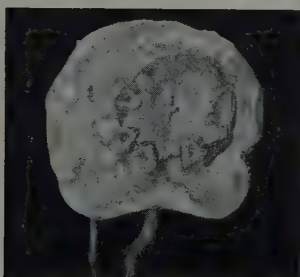


Fig. 3



Fig. 4



Fig. 5



Fig. 6



Fig. 7

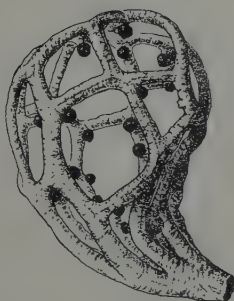


Fig. 8

STUDIES ON MUSHROOMS AND OTHER FUNGI OF THE FORESTS OF PALESTINE

I. *Boletus Boudieri* Quél. and *B. Bellini* Inzenga

BY ISRAEL REICHERT

Division of Plant Pathology, J. A. P. Agr. Res. Sta., Rehovot

(With Plates XIII and XIV and 1 Text-figure)

I. INTRODUCTION	Page 209
II. METHODS	210
III. THE FORESTS OF PALESTINE	211
IV. <i>Boletus</i> MUSHROOMS IN PALESTINE	213
V. ON THE TAXONOMY OF THE GENUS <i>Boletus</i>	214
VI. REDESCRIPTION OF <i>Rostkovites Boudieri</i>	215
VII. REDESCRIPTION OF <i>Rostkovites Bellini</i>	218
VIII. COMPARISON OF <i>Rostkovites Boudieri</i> WITH <i>R. Bellini</i>	219
IX. SUMMARY	221
REFERENCES	222
EXPLANATION OF PLATES XIII—XIV	224

I. INTRODUCTION

The study of the higher fungi occurring in Mediterranean countries, and especially in those bordering the eastern part of the Mediterranean Sea, has so far been neglected. Thus, not a single determination of a higher fungus found in Palestine has as yet been published. But the forests of Palestine, those that persisted naturally as well as those planted recently, harbour a rich fungus flora full of interest from an economic no less than from a scientific point of view.

The Jewish settlers on their return to Palestine have brought with them the appreciation of the culinary value of edible fungi common in northern countries. The fungal flora of the forests, hitherto practically unnoticed, now begins to receive attention. The mushrooms of attractive appearance are being marketed in increas-

ing quantities, although they have not previously been examined as to their edibility or otherwise. The study and identification of all the species of "edible fungi" offered for sale is therefore imperative.

Under the above heading we shall currently publish the results of our studies of the fungi found in Palestinian forests, especially the mushrooms of the *Boletus* type. This first contribution deals with two *Boletus* mushrooms native in the Mediterranean region. The systematic position of these two species is very controversial and most of the mycologists who studied the *Boletus* forms of the Mediterranean region regarded them as identical: however, as demonstrated in the following chapters, the two types differ sufficiently to be maintained as separate species.

We are greatly obliged to Mr. J. WERTZ, Director of the Afforestation Department of the Jewish National Fund, for placing at our disposal particulars of the work of his Department as well as of the quantities of mushrooms collected in some of the forests under his supervision. We further wish to thank Ing. G. MINZ for the statistical evaluation of the biometrical data, Dr. Z. AVIZOHAR and Dr. Z. ELAZARI-VOLCANI for their help in the preparation of the sections and plates, and Mr. J. PALTI, B. Sc., for assistance in the preparation of the manuscript.

II. METHODS

The microscopical sections were made by hand from dry, untreated material, and were mounted in lactophenol. The oil immersion objective was used for the microscopical work.

The statistical evaluation of the biometric measurements followed the methods outlined by JOHANNSEN (8) and JUNKE and HOLZER (9). The measurements were arranged in groups at intervals of 0.6μ . In the determination of significant differences we used the coefficient K which is calculated by the division of the difference of means by the difference of errors $K = \frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}}$. According to PUETTER (17), this coefficient denotes a significant difference only if it exceeds a value of 5, while other authors (e. g. VANIN (24)) maintain that a value of 3 suffices for the purpose. In the present paper we followed PUETTER's view and adopted the higher level of significance.

III. THE FORESTS OF PALESTINE

The Mediterranean part of Palestine was formerly covered by extensive forests. This was related in the Bible (Josua XVII. 17—18) and was established phytogeographically by the studies of the late EIG (2). To-day the greater part of these forests has disappeared in consequence of increasing settlement, of the felling of trees for fuel and charcoal production, and of grazing. Where they have not disappeared altogether forests have turned into degraded plant formations, such as the maquis, a dwarf tree form, the gar-rigue, a low bush form, or the batha (phrygana), a dwarf shrub form. The latter formations are widespread in Palestine and testify to the extensive area covered by forests in ancient Palestine.

Of these natural forests only remnants are left to-day. EIG (3) and ZOHARY (26) have made the plant associations of these forest remnants the subject of intensive studies and we follow their findings in the enumeration of these associations. In the first place we have to mention the oak species *Quercus aegilops* ssp. *ithaburensis*. According to EIG (2), forests of this tree at one time covered great parts of the coastal plain and of the mountains of Samaria and of Upper and Lower Galilee. To-day the species only occurs singly in the coastal plain, and in groups on the eastern and southern portion of Mount Karmel and the southern part of the mountains of Lower Galilee. In central Palestine, in the Sharon portion of the coastal plain, it penetrates to the coast, but in the north, where the climate is more humid, it recedes increasingly from the coast. In Transjordan it occurs in the Gilead and western Golan districts. The species prefers deep soil and in the mountains occurs on the soft chalk of the Eocen formation. It grows on the lower portion of the mountains at altitudes up to 300 m.

As the second forest tree forming more or less dense stands mention must be made of *Pinus halepensis* Mill. This tree is restricted in its natural habitat to the moister zones of Mediterranean Palestine and therefore only occurs in Upper Galilee and, north of Jerusalem, at altitudes above 500 m., where sufficient moisture is available. Near the sea it is also found at somewhat lower altitudes, e. g. on Mount Karmel. In Transjordan it occurs in the Gilead and the Aman districts. This species is confined to red soils of the Cenoman-Turon formations of the mountains.

The third forest tree to be mentioned here is a second species of oak, *Quercus coccifera* ssp. *calliprinos* which occurs in the main in maquis formations and only very rarely forms true forests. Like *Pinus halepensis*, this tree prefers an Eumediteranean climate and is therefore not found in the southern Shephela portion of the Palestinian coastal plain where climatic and edaphic conditions are adverse, but chiefly grows in the mountains at altitudes above 200 m. The species also prefers red soils of the Cenoman-Turon formation.

The remnant of a fourth type of forest is represented by *Ceratonia siliqua* L., which forms an association with *Pistacia lentiscus* L. The former species, like *Quercus calliprinos*, generally occurs in maquis formations and only rarely in true forests such as in the neighbourhood of Nathanya. This forest or maquis formation has climatic requirements resembling those of *Q. calliprinos*, and grows on the lower slopes of the mountains at altitudes below 300 m. on sandy loam or lime stone soil.

During the last 60 years, especially from the begin of the great afforestation and forest rejuvenation work of the Jewish National Fund and of the Department of Agriculture and Forestry of the Government of Palestine, new forests have arisen in various places and the old forests were regenerated. The newly planted forests consist mainly of conifers among which *Pinus halepensis* is the most important, but which also include other species such as *Pinus pinea* L. and, more rarely, *Pinus canariensis* Smith (25). New groves of *P. halepensis* exist in various parts of the coastal plain, e. g. at Naan and Hulda, further at Wadi Kuf near Hebron, in Jerusalem and its neighbourhood (Bab el Wad, Qiryat Anavim, Atarot), on Mount Karmel, and in the mountains of Upper Galilee, e.g. at Mishmar Haemek and in the Balfour forest. Newly planted groves of *P. pinea* are found in Jerusalem and, a little further north, in Atarot, and on Mount Karmel. During the last twenty years the Palestine Government has planted approximately 4 millions of *P. halepensis* trees on an area of 9,500 dunams (= 2,400 acres) and the Jewish National Fund a further 2½ million trees on an area of 5,500 dunams (1,360 acres).

IV. *BOLETUS* MUSHROOMS IN PALESTINE

The forest mushrooms offered for sale are usually *Boletus* mushrooms, probably because these types thrive especially in young pine forests where they are collected by Jewish settlers.

The economic value of these mushrooms is not to be underestimated, as is well illustrated by the following example. During the period from 1923 to 1930 the Jewish National Fund planted a forest covering 500 dunams at Ben Shemen, near Lydda. In the years 1933 to 1939 6 tons of mushrooms were collected in this forest and fetched a total of 300 £P.

Among the *Boletus* mushrooms collected in Palestine we have so far noticed 4 or 5 different types which may in the following be characterized briefly. We may distinguish 3 principal forms. All of these possess a viscid cap and a dotted or striate stipe, and therefore belong to the section *Granulati* of what SINGER (22) and others called the genus *Ixocomus*. The most common of these types is a stout mushroom with a medium sized, thickish stem and large, compound pores with adnate tubes. The second type possesses a very short and thick stem, and sinuate tubes (Pl. XIII, figs. 1, 2 left). The third type differs from the second by its strongly developed root-like base (Pl. XIII, figs. 2 right, 3).

The type mentioned first much resembles *Boletus granulatus* or *B. placidus* but differs from both in many details. The clarification of the taxonomic position of this mushroom will be the subject of a future contribution in this series. The present paper will deal with the remaining two types.

We considered the second type to be *B. Boudieri* Quélet and the third to be *B. Bellini* Inzenga; but on review of the literature we found the position of these mushrooms to be far from clear. As mentioned above, many of the most eminent authorities on *Boletus* mushrooms, e. g. KONRAD (13), GILBERT (4), MAIRE (15), and also SINGER (22), disregarded the distinct diagnoses the original authors had given to these species, and held the two forms to be identical. The taxonomy of these two types is therefore of decided scientific interest and its clarification will be attempted in the following chapters.

V. ON THE TAXONOMY OF THE GENUS *BOLETUS*

The nomenclature of *Boletus* mushrooms is at present so confused that the various taxonomic systems proposed by eminent boletologists almost all conflict with one another. In order to clarify the position and to create a nomenclature conforming to the international rules we are elsewhere (18) proposing a far-reaching revision of these systems. As our suggestions in many points deviate from current opinions we have here to outline our new definition and nomenclature of that group of *Boletus* genera to which belong the two species dealt with in this paper.

Our above mentioned critical review (18) has shown that in order to find a satisfactory taxonomic arrangement of the large and ever increasing group, FRIES's genus *Boletus* should preferably be subdivided on the lines proposed by KARSTEN (11) and QUELET (16). This, however, has not been accepted by many, especially German, authorities on the subject (10, 12, 14, 19, 23) who retained the old name *Boletus*. According to our suggestions the viscid types of *Boletus* mushrooms should be divided into the following two genera:

- (1) **Boletus** Fries 1821 ex Dill. emend. Murill 1909 (Mycologia I, 1909).

Syn. *Ixocomus* Quélet 1888

Boletus Fr. ex L. emend. Maire 1937.

Type species: *B. luteus* Fr. ex L.

Denotes the annulate types with viscid pileus.

- (2) **Rostkovites** Karsten 1879 emend. Murill 1909 (Mycologia I, 1909).

Syn. *Ixocomus* Quélet 1888

Boletus Fr. ex L. emend. Maire 1937.

Type species: *R. granulatus* (L.) Murill.

Denotes the exannulate types with viscid pileus.

The name *Ixocomus*, created as late as 1888 and hitherto used for both annulate and exannulate viscid types, is therefore to be dropped in favour of *Boletus* for the annulate and *Rostkovites* for the exannulate species.

VI. REDESCRIPTION OF ROSTKOVITES BOUDIERI

Rostkovites Boudieri (Quél.) Reicht.

Syn. *Boletus Boudieri* Quél. 1878 Bull. Soc. bot. de France 3, 1878.

Boletus circinans leptopus Pers. 1825.

Ixocomus placidus ssp. Bellini Konrad 1927.

Ixocomus leptopus Gilb. 1931, 1936.

Ixocomus Bellini (Inzenga) Maire 1931, Singer 1938.

Boletus Bellini Inzenga emend. Maire 1937.

Pileus cream coloured when young, centre gradually turning greenish-brown, the lateral portion remaining cream coloured. When mature the greenish brown colour spreads laterally over the whole pileus except the margin, which turns citrine yellow. The greenish brown colour of the mature pileus corresponds to what RIDGEWAY terms medal bronze. Expanded, convex, viscid, frequently veined, smooth, 5—11.5 cm. in diameter. Margin yellow-citrine, sharp, inflexed, covering the marginal tubes and projecting beyond them. Pellicle separable (Pl. XIII, fig. 1).

Tubes greenish cream when young, greenish brown when mature, sinuate, 2—3 layers decurrent in form of reticulately arranged cells; 1—1.5 cm. long, 0.75—1.5 mm. wide (Pl. XIII, fig. 2 left). Pores concolorous, round or elongated and then five cornered, compound, exuding milky liquid which becomes granulated and brown-reddish; 0.5—1.5 mm. long, 0.4—1.0 mm. wide (Pl. XIV, fig. 5). Spores appear brownish yellow in bulk, hyaline yellow under the microscope, elliptic, asymmetric, with a thin membrane, smooth; measuring $6.75-9.75\mu$ in length, mean length $8.38 \pm 0.02\mu$, $\sigma = 0.44\mu$, and $2.25-4.5\mu$ in width, mean width $3.55 \pm 0.013\mu$, $\sigma = 0.29\mu$ (Pl. XIV, fig. 4). Basidia cylindraceous, $15-17\mu$ long, $3.5-5.25\mu$ wide. Sterigmata $2.25-3\mu$ long, $0.3-0.5\mu$ wide. Cystidia in fascicles, inserted all over the inner surface of the tubes and at their orifice where they exude liquid and later become granulated; filled with an oily brownish liquid, cylindrical, clavate, $45-65\mu$ long, $3.75-10.5\mu$ wide, mean width $5.83 \pm 0.045\mu$, $\sigma = 1.0123\mu$ (Pl. XIV, fig. 6).

Stipe light sulphur-yellow, covered by small dots which coalesce into streaks reaching a length of up to 5 mm. These dots and streaks exude a watery liquid which turns reddish and finally brownish-black; they are scattered and coloured brownish-red on

the upper part of the stipe, while occurring in denser formation and appearing reddish on its lower part. These granulated dots are composed of dermatocystidia which are inserted in fascicles, measure 0.5—1 mm. in length, and in their shape resemble the hymenial cystidia. The stipe slightly attenuates at the base, being 3—5 mm. wider at the upper than at the lower portion. The base of the stipe is covered by a white felt, and possesses a branched, rhizoid mycelial tissue permeated by soil and measuring 1.5—3.5 mm. in length and 1—1.5 mm. in width.

Flesh quite firm, white, turning yellowish green on exposure to air, especially at the lower portion. 1—2 cm. thick at the stipe. Flavour tasty.

Reactions with 50% ammonia: Flesh unstained by the vapour, stained first faintly pink, then faintly violet by the solution. Tubes unstained by the vapour, stained first reddish, later violet by the solution.

Habitat.

In newly planted small stands of *Pinus halepensis*, on sandy soil, in clusters. Collected February 1939 in Rehovot and Tel Mond.

Type locality.

Southern France.

Distribution.

Italy: Riviera and Trentino, under *Pinus halepensis* (Saccardo).

Spain: Catalonia, frequently under *P. halepensis*, *P. pinea*, *P. pinaster*, rarely under *P. sylvestris* (Maire, 1937; Singer, 1937).

France: Along the entire Mediterranean region, under *P. halepensis* and *P. pinaster* (Gilbert); Mans? (Leclair); Loches? (Boudier).

North Africa: (Gilbert).

Corsica: (Gilbert).

Taxonomy.

SACCARDO (19) quotes BRÉSADOLA'S opinion that *Boletus Boudieri* corresponds to *B. placidus* Bonorden (= *B. fusipes* Haeuf-ler). BATAILLE (1), proceeding logically from a similar conception,

includes *B. Boudieri* as a variety under *B. fusipes* Haeufler (= *B. placidus* Bonorden). MAIRE (15) similarly regards *B. Boudieri* with its brown pileus as a subspecies of *B. placidus* which has a white pileus, but does not draw the consequences from this opinion and retains the name *B. Boudieri* (= *B. Bellini*).

All these views emphasizing the resemblance of *B. Boudieri* with *B. placidus* disagree entirely with the original diagnoses of the species. In the first place *B. placidus* possesses not only a white pileus but also a white stipe. In addition *B. Boudieri*, as was stressed by GILBERT (4), is quite distinct from the long-stemmed *B. placidus* by possessing a characteristically short stem.

GILBERT (4) holds that the name *B. Boudieri* should be dropped in favour of the older name *B. leptopus*, proposed by PERSOON apparently for an identical species. But SINGER (22) has rightly drawn attention to the fact, that this does not appear indicated by the rules of nomenclature as PERSOON applied the name *leptopus* to a variety (*Boletus circinans leptopus*) and not a species.

MAIRE (15) and SINGER (22) considered *B. Boudieri* to be identical with *B. Bellini* and cancelled the former in favour of the latter name. But even if this view had been justified they were mistaken in believing that *B. Bellini* has any claims to priority, as QUELET described his mushroom earlier than INZENG. SINGER's statements are erroneous both as regards the place and the date of publication of *B. Bellini*. In the first place INZENG's *Funghi Siciliani*, where the species was published according to SINGER, did not appear in 1869 but only in 1879. Secondly INZENG actually published the species first in a somewhat earlier paper (7) which appeared in 1878, in the same year but a little later than QUELET's description of *B. Boudieri*. In view of the fact that he regarded the two species as identical QUELET (16) was therefore quite right in considering INZENG's name superfluous.

As we on our part hold the two mushrooms to be separate species it is all the more evident that the specific name of the type collected by BOUDIER should be that applied by its author QUELET, viz. *Boudieri*. As regards the generic name, neither QUELET's original *Boletus* nor the name *Ixocomus* applied by other authors (e. g. GILBERT (5), MAIRE (15), and SINGER (22)) may be retained as KARSSEN's name *Rostkovites* can claim priority.

VII. REDESCRIPTION OF *ROSTKOVITES BELLINI*

Rostkovites Bellini (Inzenga) Reicht.

Syn. *Boletis Bellini* Inz. 1878 (Atti Acad. Gioen Cattania XII, p. 111—113).

Pileus light chestnut brown, still lighter coloured near the margin; convex, slightly viscid, veined, smooth, 4—6 cm. in diameter. Margin yellowish-cream, not projecting beyond the tubes and frequently not even covering the latter entirely. Pellicle separable (Pl. XIII, fig. 3).

Tubes pale yellow, adnate, decurrent in 2—3 layers of cells; 3—5 mm. long, 0.25—0.75 mm. wide. (Pl. XIII, fig. 2 right).—Pores concolorous, round or angulate with four or five corners, simple, exuding watery liquid which becomes granulated and brown-reddish, 0.2—0.75 mm. long, 0.2—0.4 mm. wide (Pl. XIV, fig. 5). Spores appear brownish yellow in bulk, hyaline yellow under the microscope, elliptic, asymmetric, with a thin membrane, smooth, measuring $6.75-10.5\mu$ in length, mean length $8.19 \pm 0.024\mu$, $\sigma = 0.53\mu$, and $2.25-4.5\mu$ in width, mean width $3.60 \pm 0.015\mu$, $\sigma = 0.10\mu$. Basidia cylindraceous, $15-17\mu$ long, $3.5-5.25\mu$ wide. Sterigmata $2.5-3\mu$ long, $0.3-0.5\mu$ wide. Cystidia fasciculate, inserted all over the inner surface of the tubes and at their orifice where they exude liquid and later become granulate; filled with an oily brownish liquid, cylindrical, clavate, $40-70\mu$ in length, $3-9\mu$ in width, mean width $5.12 \pm 0.04\mu$, $\sigma = 0.869\mu$ (Pl. XIV, fig. 7).

Stipe light sulphur-yellow, covered by small dots or streaks of $\frac{1}{2}$ —1 mm. length which may coalesce to a length of up to 5 mm. These dots and streaks exude a watery liquid which on drying turns brown; they are composed of dermatocystidia inserted in fascicles and resembling the hymenial cystidia in shape, but they are 60—90 \times longer. The stipe attenuates slightly at the base, where it is only 2—4 mm. narrower than at its upper portion. The stipe ends in a rootlike base which branches out into finger-like processes, the entire "root" measuring 6 cm. in length and, at its proximal end, 1—1.5 cm. in width, and the processes being 2—8 mm. wide (Pl. XIII, figs. 2 right, 3).

Flesh very firm, white, the lower portion turning sulphur yellow after 24 hours' exposure to air, 1—1.5 cm. thick at the stipe. Flavour tasty.

Habitat.

Stands of newly planted *Pinus halepensis* on sandy soil, solitary, Rehovot, February 1939.

Type locality.

Sicily.

Distribution.

Sicily, under *Pinus halepensis* (Inzenga).

Taxonomy.

QUELET (16) was the first to point out the possible identity of *B. Bellini* with *B. Boudieri*. BATAILLE (1) in fact united the two types in one species, *B. Boudieri*. His opinion was shared by GILBERT (4), MAIRE (15), and SINGER (22). But the well-defined differences between the two mushrooms are readily appreciated from the above descriptions and are outlined in the following section.

INZENGA's specific name *Bellini* should therefore be retained. According to GILBERT (5), MAIRE (15), and SINGER (22), who unite all viscid types under the name *Ixocomus*, the generic name of this mushroom would have to be *Ixocomus Bellini* (Inz.) Reicht. But, as mentioned above, the name *Ixocomus* is to be dropped because *Rostkovites* Karsten can claim priority.

VIII. COMPARISON OF *ROSTKOVITES BOUDIERI* WITH *R. BELLINI*

The above-mentioned contention of eminent boletologists that these two species are identical appears untenable if we compare the two above diagnoses. Before all we notice an essential difference in the morphology of the lower portion of these mushrooms. The base of *R. Bellini* is prolonged into what appears to be a root-like structure branching into 4—6 thick and dark skinned rhizomorphic processes (Pl. XIII, fig. 3), while the base of *R. Boudieri* extends into a white branched mycelial chord the rhizoid threads of which penetrate the soil in all directions (Pl. XIII, figs. 1, 3). This "root"-formation of *R. Bellini* was emphasized by both INZENGA (7) and SACCARDO (19) but, strangely enough, was disregarded by such eminent authorities as GILBERT (4), MAIRE (15), and SINGER (22). This may perhaps be due to the fact that these authors never had the opportunity of

studying *R. Bellini* at first hand, but only had *R. Boudieri* available; in that case, however, it remains incomprehensible why due attention was not paid to INZENGA's and SACCARDO's descriptions.

A second character affording a clear distinction between the two species is the manner in which the tubes adhere to the stem. In *R. Boudieri* they adhere sinuately (Pl. XIII, fig. 2 left), while in *R. Bellini* they are adnate (Pl. XIII, fig. 2 right). This peculiarity was noted by INZENGA (7) and mentioned by SACCARDO (19), but was overlooked by the other mycologists named above.

Another feature of marked taxonomic value in the distinction of the species is the marginal coloration of the pileus which in *R. Boudieri* is definitely yellow citrine, while in *R. Bellini* the margin does not differ much in colour from the remaining pileus.

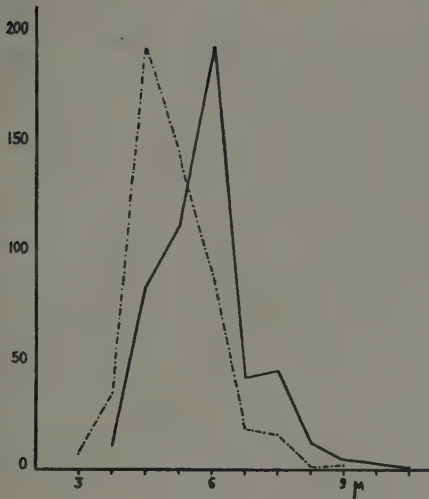
Yet another difference is to be found in the development of the margin of the pileus. In *R. Boudieri* this margin is inflexed and projecting beyond the tubes, while in *R. Bellini* it is very short and frequently does not cover the marginal tubes.

The two species further differ in the size and structure of their pores. In *R. Boudieri* these are compound and, at the centre of the radius of the pileus, there are 100—150 per cm². In *R. Bellini* the pores are simple, and there are 290—320 per cm².

For further comparison of the two species we made biometric measurements of the length and width of their spores and of the width of their cystidia. The length of cystidia was not measured as it was difficult to detach them from their base. In each case the number of measurements was 500. Statistical evaluation of the data showed that the spores of the two mushrooms do not differ significantly in length or width, so that the graphs plotted for the two species coincided almost completely with one another. On the other hand the cystidia, although similar in their shape, were found to differ significantly in their width. Their respective measurements may here be repeated in form of the following table:

Width of Cystidia (in μ)

	Minimum	Maximum	Mean	Standard Deviation
<i>R. Boudieri</i>	3.75	10.5	5.83 ± 0.045	1.0123
<i>R. Bellini</i>	3	.9	5.12 ± 0.04	0.869



Text-fig. 1.

The frequency distribution of the width of cystidia of *Rostkovites Boudieri* (entire line) and *R. Bellini* (broken line).

The coefficient K , calculated according to PUETTER (17), equals 11.8 and greatly exceeds the highest quotient ($=5$) mentioned by this author as necessary for the characterisation of a significant difference between two comparable units.

Text-fig. 1 also illustrates this difference. The course and climax of the curve for the width of cystidia of *R. Boudieri* being distinct from that for *R. Bellini*, the two species are seen to differ markedly in this character.

In this connection it is of interest to note that SAUGER (20) and HEIM (6) do not attach systematic value to the size of cystidia, but that in SCHAEFFER'S (21) view the width of cystidia may be employed as a criterion in the characterisation of species.

IX. SUMMARY

The principal tree associations of the forest remnants and newly planted forests of Palestine are briefly described and the importance of a thorough study of their fungal flora is pointed out.

The various types of *Boletus* mushrooms so far collected in a part of the pine forests of Palestine are being reviewed.

The generic name of the exannulate viscid *Boletus* mushrooms, to which the two forms in question belong, is decided to be *Rostkovites* Karsten as this name can claim priority over *Ixocomus* Quélet.

Although considered by many authors to be identical, the two types under review are stated to belong to two distinct species, and are re-described as *Rostkovites Boudieri* (Quélet) Reicht. and *R. Bellini* (Inzenga) Reicht. The morphological and biometrical characteristics of each species are described in full, and their main points of difference are contrasted in a detailed comparison. The mushrooms are found to be distinct in the structure of their base, the manner of adherence of their tubes to the stipe, the colour of the pileus, the marginal development of the stipe, and the size and structure of the pores. In addition the width of cystidia of the two species differs significantly.

REFERENCES

1. BATAILLE, F. (1908). Les Bolets. *Bull. Soc. d'Hist. Nat. du Doubs*, 2. tirage, 1923.
2. EIG, A. (1933). A historical-phytosociological essay on Palestinian forests of *Quercus aegilops* L. ssp. *ithaburensis* in past and present. *Beih. z. Bot. Centralbl., Abt. II*, 51: 225—272.
3. EIG, A. (1938). On the phytogeographical subdivision of Palestine. *Pal. Journ. Bot., Jer. Ser.*, 1: 4—12.
4. GILBERT, E. J. (1931). Les Bolets. Paris.
5. GILBERT, E. J. (1936). Notules sur les Bolets IV. *Ixocomus leptopus* (Persoon). *Bull. Soc. Myc. de France* 52: 252—253.
6. HEIM, R. (1931). Le genre *Inocybe*. Paris.
7. INZENGA, G. (1878). *Boletus Bellini* Inz. *Atti Acad. Gioen, Catania* 12: 111—113.
8. JOHANNSEN, W. (1913). Elemente der exakten Erblichkeitslehre, Jena.
9. JUNKE, A. & HOLZER, H. (1928). Die Anwendung variationsstatistischer Methoden auf die Mikrobenbestimmung. *Centrbl. f. Bakt. z. Abt.*, 74: 26—44.
10. KALLENBACH, F. (1926—). Die Rohrlinge (Boletaceae). *Die Pilze Mitteleuropas*.
11. KARSTEN, P. A. (1881). Enumeratio Boletinearum et Polyporearum Fennicarum. *Rev. Mycol.* 3: 16—17.

12. KILLERMANN, S. (1928). Hymenomyceteae. *Engler, Die natuerlichen Pflanzenfamilien* 6: 99—290.
13. KONRAD, M. P. (1927). Notes critiques sur quelques champignons du Jura. *Bull. Soc. Myc. de France* 43: 199—204.
14. LINDAU, G. & ULBRICH, P. (1928). Die hoeheren Pilze. Berlin.
15. MAIRE, R. (1937). Fungi Catalaunici. Series altera. *Publ. Inst. Bot. Barcelona* III, 4.
16. QUELET, L. (1888). Flore Mycologique de la France. Paris.
17. PUETTER, A. (1929). Die Anwendung zahlenmaessiger Beobachtungen in der Biologie. Berlin.
18. REICHERT, I. On the Taxonomy of the Boletales. (ready for print).
19. SACCARDO, P. A. (1916). Hymeniales. *Flora Italica Cryptogama*.
20. SAUGER, M. (1932). Etude sur la valeur taxonomique de deux caractères microscopiques fondamentaux des Hyménomycètes: trame et cystides. *Bull. Soc. Myc. France* 48: 233—237.
21. SCHAEFFER, J. (1934). Russula-Monographie. *Ann. Mycol.* 32: 141—243.
22. SINGER, R. (1938). Sur les genres *Ixocomus*, *Boletinus*, *Phylloporus*, *Gyrodon*, et *Gomphidius*. *Rev. Mycol.* 3: 35—53, 157—177.
23. SNELL, W. H. (1933, 1936). Notes on Boletes I—IV. *Mycologia* 25: 231—242; 28: 14.
24. VANIN, S. J. (1925). Ueber die Anwendung der Methode der Variations-Statistik in Phytopathologie und Mycologie. *Morbi Plantarum*, 14: 113—128 (Russian, German summary).
25. WEITZ, J. (1931). Problèmes de reboisement en Palestine. *Silva Mediterranea* 6: 1—14.
26. ZOHARY, M. (1940). Geobotanical Analysis of the Syrian Desert. *Pal. Journ. Bot., Jer. Ser.*, 2: 46—96.

EXPLANATION OF PLATES

PLATE XIII

- Fig. 1. *Rostkovites Boudieri*. Three specimens growing in a cluster. The margin of the pileus is conspicuous by its light coloration (nat. size).
- Fig. 2. Longitudinal section through *Rostkovites Boudieri* (left) and *R. Bellini* (right). The arrangement of the tubes of *R. Boudieri* is seen to be sinuate, while that of *R. Bellini* is adnate ($\times 0.5$).
- Fig. 3. *Rostkovites Bellini*. The margin does not differ in colour from the remainder of the pileus. The stipe ends in characteristic rootlike processes (nat. size).

PLATE XIV

- Fig. 4. Pores of *Rostkovites Boudieri* which are large and compound ($\times 5$).
- Fig. 5. Pores of *Rostkovites Bellini* which are small and simple ($\times 5$).
- Fig. 6. Spores and cystidia of *Rostkovites Boudieri* ($\times 700$).
- Fig. 7. Spores and cystidia of *Rostkovites Bellini* which resemble those of *R. Boudieri* but are a little smaller ($\times 700$).



Fig. 1.

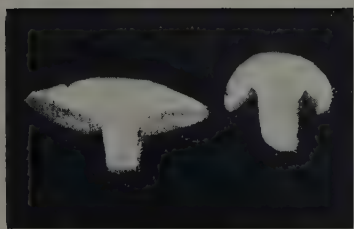


Fig. 2.



Fig. 3.

I. REICHERT — *BOLETUS BOUDIERI* AND *B. BELLINI*



Fig. 4.

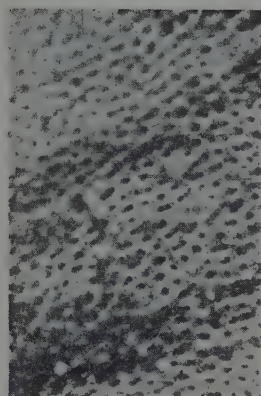


Fig. 5.

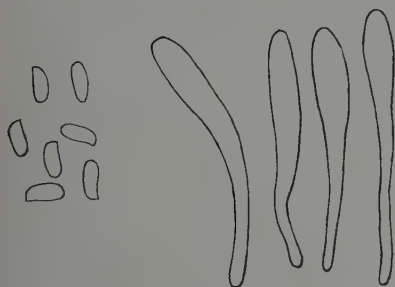


Fig. 6.



Fig. 7

I. REICHERT — *BOLETUS BOUDIERI* AND *B. BELLINI*

ON THE GENUS *XEROCOMUS* QUEL.

By ISRAEL REICHERT

Division of Plant Pathology, J. A. P. Agr. Res. Sta., Rehovot.

	Pages
I. INTRODUCTION	225
II. DELIMITATION OF THE GENUS	226
III. THE INCONSISTENCY OF THE GENERIC DELIMITATION	227
IV. REMOVAL OF THE TAXONOMIC DIFFICULTIES	228
V. DIVISION OF THE GENUS <i>Xerocomus</i>	229
VI. COMPARISON OF <i>Xerocomus</i> AND <i>Xerocomopsis</i> WITH RELATED GENERA	230
VII. SUMMARY	231
REFERENCES	231

I. INTRODUCTION

The genus *Xerocomus* has been recognized as valid by almost all the authors who have recommended the splitting up of FRIES's genus *Boletus* and have entered into the discussion on the genera that are to replace it (1, 3, 7). Opinions have been divided only with regard to the validity of the names of the other *Boletus*-like genera with dry pileus and yellowish-brown spores, such as *Tubiporus* and *Krombholzia*. However, notwithstanding the universal agreement on the genus *Xerocomus*, the nomenclature and taxonomic definition of the latter appear to lack in precision and clarity. Thus, to give only one example in the field of nomenclature, GILBERT (3) rightly quotes *B. impolitus* as type species of *Xerocomus* as QUELET (9), the author of the genus, mentions this species first. He was followed by MAIRE (7) and HEIM (4). But SINGER (13) names as type species of the same genus the species *B. subtomentosus* which according to the rules of nomenclature cannot occupy this position because it was mentioned by QUELET only after *B. impolitus*.

The characterisation of the genus similarly leaves much to

be desired in accuracy and clearness. GILBERT (3) for example, wishes to distinguish *Xerocomus* by its regular and equal stem from the above mentioned related genera with yellowish-brown spores and dry pileus. However, this distinction cannot apply because, according to REA (10), the stem of the type species *B. impolitus* may also be sub-bulbous. IMMLER (5) who made a comparative study of these species, also states that *B. impolitus* is "souvent ventru". In addition GILBERT (3) and LOHWAG and PERINGER (6), quoting KONRAD, mention *B. aestivalis* Fries, *B. obsonium* Paulet, and *B. crassius* Massee as synonyms of *B. impolitus*; these forms have also been denoted as bulbous by both SACCARDO (12) and REA (10).

II. DELIMITATION OF THE GENUS

The taxonomic characters of the Boletoid types united in the genus *Xerocomus* have first been recognised by the great FRIES (2). His tribes *Subtomentosi* and *Subpruinosi* covered all forms with yellow tubes, dry pileus, and non-reticulate stem. QUELET (9) in 1888 did nothing more than unite these two tribes in the genus *Xerocomus*. This genus was described by QUELET as follows: "Chapeau prulineuse ou tomenteuse. Stipe ordinairement grêle, non-reticulé; pores souvent inégaux ou irriguliers". The first species mentioned by QUELET is *B. impolitus* and this must accordingly be considered the type species. The genus *Xerocomus* was not recognized in mycological literature until 20 years after its creation. BATAILLE (1) was the first to recall this genus in 1908, when he adopted it in QUELET's sense but omitted the type species *B. impolitus*. On the contrary the latter was drawn by BATAILLE (1) to a group of species with reticulate stem which he named *Oedipus* and which corresponded to *Calopodes* and *Edules* Fries and to *Tubiporus* Karsten. This procedure is, of course, quite incorrect, because *B. impolitus* does not possess a reticulate stem, and BATAILLE, although assisting the genus to be accepted, has certainly not contributed much towards the clarification of its taxonomy. This was only achieved when GILBERT (3) restituted QUELET's type species to its proper position, although he did so with hesitation and wrote: "Il faut donc adopter la première species du genre, soit le *X. impolitus*; elle n'est pas très bien choisie, car elle semble passer au genre *Boletus* . . . il eut mieux valu de prendre le *X. chrysenteron*".

But by his inclusion of *B. impolitus* in the genus *Xerocomus* GILBERT did not settle the problem. IMMLER (5) relates that MAIRE at one time even thought to draw *B. impolitus* to *Krombholzia* so that *Xerocomus* would have had to be given another type species but, as apparent from his last major work, MAIRE (7) eventually decided in favour of GILBERT's nomenclature and considered *B. impolitus* as the type species of *Xerocomus*. Nevertheless LECLAIR, as quoted by IMMLER (5), regarded *B. impolitus* as belonging to *Tubiporus* which has above been mentioned as quite incomprehensible a procedure in view of the fact that *Tubiporus* possesses a reticulate stem. IMMLER himself is undecided on this point. SINGER (13) was apparently influenced by these authors and, as mentioned above, discarded *B. impolitus* as type species and replaced it by *B. subtomentosus*.

III. THE INCONSISTENCY OF THE GENERIC DELIMITATION

Before searching means and ways of settling the above difficulties we have to proceed to an analysis of the deeper cause why the majority of authors refused to accept *B. impolitus* as type species of *Xerocomus*. This may mainly be explained by the fact that *B. impolitus* contradicts QUELET's original diagnose of the genus, which appears to have been made predominantly after the characters of the *Subtomentosus* group.

B. impolitus shares with the latter group the dry pileus, the yellow tubes, and the non-reticulate stem. Undoubtedly, the last mentioned characters clearly distinguish the genus *Xerocomus* from the other *Boletus*-like genera with dry pileus and yellow spores, but QUELET's (9) diagnose goes much further and says "Stipe grêle, pores souvent inégaux ou irréguliers". These two characters apply to the *B. subtomentosus* group but not to *B. impolitus*. The latter according to all descriptions possesses a more or less thickened stem and, above all, decidedly round pores. QUELET may have had in mind the round shape of the pores of *B. impolitus* when in the general diagnose he described them as "souvent inégaux". This inner contradiction appears to have been noticed also by GILBERT (3) who in his description of *Xerocomus* does not mention the shape of the pores which, on the other hand, he describes in detail for the related

genera *Boletus* (= *Tubiporus*) and *Krombholzia*. MAUBLANC (8), emphasizing like QUELET the angular shape of pores of *Xerocomus*, in fact omits *B. impolitus* and mentions as type species only *B. chrysenteron* and *B. subtomentosus*. The shape of pores may also be the reason why BATAILLE (1) included *B. impolitus* in the *Tubiporus* group where the pores are round, and not in the genus *Xerocomus*, and why SINGER (13) replaced QUELET's type species by *B. subtomentosus*. This arbitrary decision on the generic delimitations of *Xerocomus* can under no circumstances be regarded as conforming to the rules of nomenclature. Although by an oversight on QUELET's part *B. impolitus* is inconsistent with his diagnose of the genus it is by priority the valid type species of *Xerocomus*. The solution of this problem must be sought on quite different lines.

IV. REMOVAL OF THE TAXONOMIC DIFFICULTIES

The solution of the complex problem described above may in our opinion best be achieved by splitting the old genus *Xerocomus* into two genera. The reasons for this procedure have in part been mentioned in the preceding chapters but there are also other factors, apart from the revision of the nomenclature, which appear to make this step advisable.

We have demonstrated above that QUELET (9) united in *Xerocomus* types conflicting in certain characters, viz. in the shape of the pores and stem. The *B. subtomentosus* group has an equal stem and round pores, while *B. impolitus* has a more or less thickened stem and angulate pores. Such contrasts cannot possibly be included in one and the same genus.

We would further emphasize the taxonomically significant discovery by LOHWAG and PERINGER (6) of considerable morphological differences between *B. impolitus* and the *B. subtomentosus* group. These authors studied the anatomical structure of *B. impolitus* on the one, and of *B. subtomentosus* and *B. chrysenteron* on the other hand, and found that the former possesses a bilateral trama, while in the latter two species the trama is regular. These fundamental anatomical distinctions together with the morphological differences in the form of pores and stem fully justify the division of *Xerocomus* into two genera.

V. DIVISION OF THE GENUS XEROCOMUS

In the bisection of the genus *Xerocomus* the original *Xerocomus* QUELET with its type species *X. impolitus* (Fr.) Quél. is to be limited to the generic characters of the type species. These are a non-reticulate and thickened stem, yellowish-brown tubes, round pores, and finally a bilateral trama of the lamellae.

The *B. subtomentosus* group, which has so far been artificially united with *Xerocomus* and its type species *X. impolitus*, is now to be separated from the latter and to be placed into a new genus *Xerocomopsis*. This genus has a non-reticulate stem and yellowish-brown tubes in common with *Xerocomus*, and these features distinguish the two genera from related genera. However, in contrast to *Xerocomus*, *Xerocomopsis* is further to be characterized by the absence of thickening on the stem, by angulate pores, and by a regular trama. In addition, according to the investigations by IMMLER (5) and ROMAGNESI (11), the two genera appear to differ from one another in some chemical reactions. IMMLER found the flesh of *X. impolitus* to react negatively to iron sulphate, while ROMAGNESI stated that the flesh of the pileus of *X. subtomentosus* stains greyish green and that of *X. versicolor*, a species of the same group, stains greyish-olive if treated with iron sulphate. Nothing definite can, of course, so far be said with regard to the reaction of other species of *Xerocomopsis*. However, if the above differences should find further confirmation they would add a notable distinction between the two genera. The generic characters of the two genera formed from the original *Xerocomus* may therefore be summarized as follows:

Xerocomus Quélet emend. Reicht.

Pileus dry, stem non-reticulate and \pm subbulbous. Tubes yellow, pores small and round. Flesh unstained by iron sulphate. Trama bilateral.

Type species: *X. impolitus* (Fr.) Quél. emend. Reicht.

Xerocomopsis Reicht. nov. gen.

Pileus dry, stem non-reticulate and \pm equal. Tubes yellow, pores larger and angulate. Flesh stained by iron sulphate (? all species). Trama regular.

Type species: *X. subtomentosus* (L. ex Fries) Reicht.

A genere Xerocomo differt stipite equali, poris angulatis, reactione carnis pilci in vivis con Fe SO₄ mutabili (?), trama regulariter contexta.

VI. COMPARISON OF XEROCOMUS AND XEROCOMOPSIS WITH RELATED GENERA

The genera of the *Boletaceae* to which our two genera bear a close resemblance are *Tubiporus* Karsten (= *Boletus* Gilbert) and *Krombholzia* Karsten. These four genera have in common a dry pileus and yellowish-brown (ochraceous) spores.

Krombholzia Karsten with the type species *K. aurantiaca* (Roques ex. Mull.) Maire is characterized by white or grey flesh, tubes, and pores*), and has rather small, round, and simple pores. IMMLER (5) found the tubes to be readily separable from one another. SINGER (14) stated the hyphae of *Krombholzia* to have no clamp connections. The stem is usually non-reticulate, flocculose, granulate, or ribbed. In the latter case the ribs sometimes anastomose.

Tubiporus Karsten with the type species *T. edulis* (Fr. ex Bul.) Karst. resembles *Krombholzia* in having small, round, and simple tubes. The flesh, tubes, and pores are of variable colour. The genus is marked by its greatly thickened and typically reticulate stem.

Xerocomus Quél. emend. Reicht. with the type species *X. impolitus* (Fr.) Quél. emend. Reicht. shares with *Krombholzia* and *Tubiporus* the small, round, and simple pores, and with the former also the usually non-reticulate stem. It is, however, distinct from *Krombholzia* by the thickening of the stem and the yellow colour of tubes and pores, and from *Tubiporus* by the non-reticulate stem.

*) The only other species included in *Krombholzia* is *K. luteopora* (Bouch.) Singer (= *K. crokipodia* (Let.) Gilb.) which possesses yellow flesh tubes and pores, and in our opinion therefore does not belong into this genus. This has previously been noted by GILBERT (3, p. 38) and MAIRE (7, p. 47). The former considers it to resemble *Tubiporus* (= *Boletus*), the latter believes that it should be drawn to *Xerocomus*. As the flesh of this species stains with Fe SO₄ (11) and the pores are angulate (5) it may perhaps be included in *Xerocomopsis*. This question can be settled finally only by a study of the trama and the determination of its structure, whether bilateral or regular.

Xerocomopsis Reicht, with the type species *X. subtomentosus* (L. ex Fries) Reicht, has in common with *Krombholzia* the equal stem, with *Xerocomus* the yellow tubes and pores, and with both the latter genera the non-reticulate stem. It is distinct from *Krombholzia*, *Tubiporus*, and *Xerocomus* by angulate, large, and compound tubes and pores and, before all, by the regular trama. It further differs from *Krombholzia* by the yellow colour of the flesh, tubes, and pores; from *Tubiporus* by its non-reticulate stem; and from *Xerocomus* by its equal stem.

VII. SUMMARY

(1) The inconsistency of the accepted characterisation of the genus *Xerocomus* and its type species has been pointed out and discussed in full.

(2) In a review of the history and nature of the taxonomic delimitation of the genus it has been shown that QUELET's genus *Xerocomus* comprises two contradictory types: (a) *B. implitus* with bilateral trama and round pores, and (b) *B. subtomentosus* and related species with regular trama and angulate pores.

(3) The attempt has been made to meet this difficulty by placing these two types into separate genera. The genus *Xerocomus* with type species *X. implitus* is to be restricted to the former type. For the second type a new genus has been created and named *Xerocomopsis*.

(4) *Xerocomus* and *Xerocomopsis* have been compared with the related genera *Krombholzia* and *Tubiporus*, and the characters distinguishing each of these four genera from the others have been described in detail.

REFERENCES

1. BATAILLE, F. (1908). Les Bolets. *Bull. Soc. d'Hist. Nat. du Doubs*, 2. tirage, 1923.
2. FRIES, E. M. (1821). *Systema Mycologicum* I. Gryptiswaldiae.
3. GILBERT, E. J. (1931). Les Bolets. Paris.
4. HEIM, R. (1934). Fungi Iberici. *Trans. Mus. Cienc. Nat. Barcelona*, 146 pp.
5. IMMLER, L. (1938). Nouvelles remarques sur le genre *Krombholziella* R. Maire. *Bull. Soc. Myc. de France* 54: 55-66.

6. LOHWAG, H. & PERINGER, M. (1937). Zur Anatomie der Boletaceae. *Ann. Mycol.* 35: 295—331.
7. MAIRE, R. (1937). Fungi Catalaunici. Series altera. *Publ. Inst. Bot. Barcelona*, III, 4.
8. MAUBLANC, A. (1927). Les champignons comestibles et vénéneux. Paris.
9. QUELET, L. (1888). Flore Mycologique de la France. Paris.
10. REA, C. (1922). British Basidiomycetes. Cambridge.
11. ROMAGNESI, H. (1939). Florule mycologique des Bois de la Grange et de l'Etoile. *Rev. Mycol.* 4: 140—167.
12. SACCARDO, P. A. (1916). Hymeniales. *Flora Italica Cryptogama*.
13. SINGER, R. (1936). Das System der Agaricales. *Ann. Mycol.* 34: 286—378.
14. SINGER, R. (1938). Note sur quelques Basidiomycètes. IVe Série. *Rev. Mycol.* 3: 187—199.

STUDIES ON MUSHROOMS AND OTHER FUNGI OF THE FORESTS OF PALESTINE

II. Geography and Origin of Two *Rostkovites* (*Boletus*) Mushrooms

By ISRAEL REICHERT

Division of Plant Pathology, J. A. P. Agr. Res. Sta., Rehovot.

(With 2 Text-figures)

	Page
I. INTRODUCTION	233
II. METHODS	234
III. AREA	236
IV. SPECIALISATION OF <i>Rostkovites Boudieri</i> AND <i>R. Bellini</i> TO CERTAIN SPECIES OF PINES	237
V. TAXONOMY AND AREA OF THE PINE SYMBIONTS	238
VI. ECOLOGY OF THE PINE SYMBIONTS	240
VII. ECOLOGY OF THE TWO <i>Rostkovites</i> MUSHROOMS	241
VIII. THE ANCIENT MEDITERRANEIS	243
IX. ORIGIN AND MIGRATION OF THE PINE SYMBIONTS	246
X. ORIGIN AND MIGRATION OF <i>Rostkovites Boudieri</i> AND <i>R. Bellini</i>	252
XI. DISCUSSION	253
XII. SUMMARY	255
REFERENCES	256

I. INTRODUCTION

The two *Rostkovites* mushrooms, *R. Boudieri* and *R. Bellini*, which we re-described and discussed in the first contribution to this series (35) are limited to the Mediterranean region. They are the only members of the *Boletaceae* with a purely Mediterranean distribution. The remaining members of this group occur mainly in the circumboreal region, but some have recently also been found in tropical countries (16, 17). The phytogeographical analysis of these two species of *Rostkovites* appeared to us all the more important because it may well result in valuable contributions to the following wider problems: 1) the distribution of a group of fungi, the distribu-

tion and origin of which have not yet received attention and are still quite obscure; 2) the study of the pines associated with these mushrooms, especially the Mediterranean types, the origin of which is equally unknown; 3) the question whether these mushrooms are governed by the same geobotanical laws as higher plants, in this case their own associates; 4) if this can be answered in the affirmative, the question arises whether the mushrooms follow the same trends of distribution as their symbionts, the pines, or whether, associating themselves with a northern species of pines, such as *P. sylvestris*, they deviate from the distribution of their principal Mediterranean symbionts and create an extra-Mediterranean area of distribution of their own; 5) the determination of the original symbiont of *R. Boudieri*, which is now known to be associated with four different species of *Pinus* (*P. sylvestris*, *P. pinaster*, *P. pinea*, and *P. halepensis*); 6) in this connection, the wider problem of the specialisation of fungi forming mycorrhizae presents itself; if the adaptation of these fungi to their symbionts is much less pronounced than that of plant parasitic fungi to their hosts, their phytogeographical limitations may be expected to be less marked; 7) the question further arises which of the above mentioned species of pine symbionts may be considered to derive from a truly Mediterranean origin, or whether perhaps all the species have a similar genesis; and lastly 8) whether the distribution and a possible hypothetical origin of the two species may be brought into agreement with the distribution of continents at the period at which the recent Mediterraneanis has formed.

II. METHODS

We have elsewhere (33, 34) emphasized the difficulty of drawing conclusions of wider application from the distribution of fungi. These difficulties are enhanced in the case of the *Boletaceae*. Here the degree of association of the fungi with their tree symbionts seems to be much weaker than in the case of the truly parasitic fungi, where the phytogeographical position of the host may be of help in assessing the distribution of the fungus.

In our first mycogeographical work (33) we have pointed out that the following aspects have to be considered in the phytogeographical analysis of a fungus: 1) general distribution; 2)

origin; and 3) migration. In a later paper (34) we have emphasized the necessity of adding another important aspect, viz. 4) the ecology of the fungus. Special difficulties are usually presented by the determination of the origin and migration of the species under consideration. This is far from easy even with higher plants, where fossil remnants are sometimes of considerable help, but is much harder in the case of fungi which may spread rapidly over large areas, may disappear with similar rapidity, and have only very rarely left fossil remnants which may help in tracing them. Here we can approach the problem only by the indirect procedure of determining the age of the species on the basis of its taxonomy, recent distribution, and ecology. We have lately attempted to analyse the genus *Colus* in this way (34). But this fungus is a saprophyte, not dependent on any other plant, so that only its own distribution had to be considered. The two *Rostkovites* mushrooms, on the other hand, cannot be analysed except with due regard to the distribution and ecology of their symbionts, the pines. This affords an additional means of determining the age of mushrooms forming mycorrhizae. Although, as mentioned above, such mushrooms are not generally as firmly linked to their symbionts as parasitic fungi to their hosts, their association will in the following be shown to be of great significance in the determination of their origin and migration. We shall therefore first study the present distribution, ecology, places and period of origin, and routes and periods of migration of the pines, and then examine the resulting history of their development for clues to that of their mushroom symbionts.

In deciding to which geological periods the origin and migration of the organisms to be dealt with in this paper should be ascribed we proceeded as follows: The earliest period for which direct or indirect evidence of the existence of the species was available was considered as its period of origin and migration, although this does not preclude its existence at an earlier period. Thus our designations are only meant to indicate that our first knowledge of the occurrence of the plant in question derives from that time, while the absolute determination of the periods of origin and migration are of course beyond the powers of phytogeographical science. These limitations of our knowledge also frequently compelled us to describe the origin

of a species and its migration as if they had coincided, although in fact this may not have been the case.

In order to gain a clear view of the conditions under which the symbionts of our mushrooms lived in prehistorical times we shall also have to devote a chapter to the palaeogeographical description of these conditions.

III. AREA

According to GILBERT (13, 14), *Rostkovites Boudieri* (Quél.) Reicht. has so far been found in France in the Mediterranean region and in the central part of Western France near Mans (collected by LEGUE and LECLAIR) and near Loches (collected by BOUDIER). The same author has stated that *R. Boudieri* occurred in Corsica and in the Mediterranean region of Northern Africa. MAIRE (24) and SINGER (42) have collected it in the forests of Catalonia, in north-eastern Spain. In Italy the mushroom was reported by SACCARDO (37) and GILBERT (14) from the Mediterranean parts and from Trentino. On the other hand it has not yet been collected in the Balcan Peninsula, the Mediterranean part of which has, however, been explored so little with regard to its flora of *Boletus* mushrooms that it may be present there all the same. Neither is the species so far known from Anatolia; although PILAT (31) has collected *Boletaceae* there, his collections were made at altitudes of 2300 m. above sea level where our fungi do not of course occur. In Palestine the mushroom was collected in two localities in the coastal plain. In view of this distribution *R. Boudieri* may, according to our phytogeographical definitions (33, 34), be characterized from a floristic aspect as an **Omnimediterranean component** (Text-fig. 1).

The second mushroom, *Rostkovites Bellini* (Inzenga) Reicht. was found in Sicily by INZENG (18, 19) and by us in Palestine in the coastal plain. It does not appear to have been collected in the Western Mediterranean as all the competent French mycologists (e. g. QUELET, MAIRE, GILBERT, HEIM etc.) who thoroughly explored this region failed to report it from either France, Spain or Northern Africa. In addition, the fact that all these mycologists have mistaken *R. Boudieri* for *R. Bellini* in itself proves that they cannot have collected the latter in this region as they could not otherwise have overlooked the great morphological differences between the species.

Whether or not *R. Bellini*, also occurs in other parts of Italy is still an open question. As far as is known at present *R. Bellini* therefore appears to have an East Mediterranean distribution and should be described as an East Mediterranean component (Text-fig. 1).



Text-fig. 1. Distribution of *Rostkovites Boudieri* (black dots) and *R. Bellini* (black triangles).

IV. SPECIALISATION OF THE *ROSTKOVITES* MUSHROOMS TO CERTAIN SPECIES OF PINES

MELIN (27) was the first to adduce experimental evidence that the *Hymenomyces* occurring in forests form mycorrhizae on the roots of the trees. He distinguished among the *Boletus* mushrooms between types limited strictly to a single species or genus of forest trees and those associated with various genera.

Examining our two species of *Rostkovites* from this point of view we arrive at the following results: *R. Boudieri* appears to have been mentioned most frequently as associated with *Pinus halepensis*. In Italy, according to SACCARDO (37), this mushroom was even found exclusively associated with *P. halepensis*, but doubts may be expressed

as to the species of pine on which the mushroom was collected in Trentino. In Southern France and North Eastern Spain (Catalonia), on the other hand, *R. Boudieri* is stated by GILBERT (14) and MAIRE (24) to occur on *Pinus pinaster* as well. On *Pinus pinea* it was reported by MAIRE (24) and SINGER (42) only from Catalonia, and on *P. sylvestris* it was found by MAIRE (24) in only a single locality in the Eastern Pyrenees in Southern France. *R. Boudieri* is therefore seen to be capable of adaptation to four species of *Pinus*. These species are all closely related to one another as they all belong to what in the old division of the genus was called the section *Pinaster* which is characterized by two-needled short shoots. In his new subdivision of *Pinus* SHAW (41) also places these species into two closely related subsections, viz. *Parapinaster*, including *P. pinea*, and *Pinaster*, including *P. sylvestris*, *P. pinaster*, *P. halepensis*, as well as *P. brutia*, which greatly resembles *P. halepensis*. *R. Boudieri* has never been found on members of any other section of *Pinus*, and BUESGEN'S (4) statement that it occurs on *P. strobus* is incorrect.

Rostkovites Bellini, however, appears to be limited to *Pinus halepensis*. It was found only on this species in Italy and Palestine, although *P. pinea* also occurs in the same localities.

V. TAXONOMY AND AREA OF THE PINE SYMBIONTS

The accurate definition of the areal distribution of the pine symbionts necessitates a review of the systematic position of *P. halepensis*. Some taxonomists of the conifers, e. g. ELWES and HENRY (7) and FITSCHEN (11), still maintain that this species is so closely related with *P. brutia* that the two species are to be united in one. *P. brutia* in fact resembles *P. halepensis* in all principal characters and differs from it only by its longer needles and its horizontal or erect, sessile cones, while the cones of *P. halepensis* are drooping and stalked. Very numerous transitions between the two types exist. One of these has been published by GOLA (15) as a hybrid between *P. halepensis* and *P. brutia*; but FIORI (10) rightly assumes that this form represents only a natural variation such as he himself found to be abundant in stands of *P. brutia* in Rhodes. Similarly, the hybrid of *P. brutia* and *P. halepensis* recently described by PAPAJOANNOS (30) from North-Eastern Greece is in our view

to be regarded as no more than a natural variation of *P. brutia* approaching *P. halepensis*.

This brief review of the relations between the two species suffices to show that the connection between *P. brutia* and *P. halepensis* is close and that transition forms are frequent. Defining the area of distribution of *P. halepensis* we therefore have to take into account the distribution of *P. brutia* as well. As will later be shown this is of outstanding importance in tracing not only the present distribution of these pines but also their origin.

We shall now proceed to outline the distribution of each of the species of pines found associated with our two *Rostkovites* mushrooms. *Pinus sylvestris* L. has a pronouncedly Borealic-Eurasian area of distribution. In Eurasia this in the north borders almost on the polar region. The southern border of distribution is marked in Europe by the subalpine region of the Sierra Nevada in Spain, the Ligurian Apennines in Italy, and the Serbian and Macedonian mountains in the Balcan Peninsula; in Asia *P. sylvestris* reaches the southern limits of its distribution in Asia Minor, the Caucasus, and the Persian mountains. The species avoids north-western Europe (North-west France, England, Ireland, Denmark, and North-west Germany) nor does it penetrate into the steppe or the Eumediterranean region (38). *P. sylvestris* may therefore be characterized as an Euro-Siberian component.

Pinus pinaster Sol. has a distinctly West-Mediterranean distribution. It occurs in Portugal, Southern Spain, Southern France, Western Italy, on some minor Italian islands (e. g. Pantelleria), and in Dalmatia. In addition large natural stands of this tree are found in the Canaries and in Morocco, Algeria, and Tunesia (44). In other Mediterranean countries *P. pinaster* does not occur spontaneously. In view of this distribution the species is to be regarded as a Macronesian-Westmediterranean component.

Pinus pinea L. occurs in Madeira, the Canaries, Portugal, Southern Spain, Western Italy, the western part of the Balcan, Asia Minor, and the Western Caucasus, but does not grow in the Southern Mediterraneis (3, 28). It may therefore be characterised as a Macronesian-West-North-East Mediterranean component.

Pinus halepensis L. occurs in Eastern Spain, Southern France, Italy, Dalmatia, Greece, on the Ionian and Aegean Islands, on Cyprus, and in Southern Anatolia, Syria, and Palestine. In the Southern Mediterranean it occurs spontaneously in Morocco, Algeria, Tunisia, and Cyrenaica (3, 44). This species thus represents an *Omnimediterranean* component.

Pinus brutia Ten. which, as mentioned above, is sometimes regarded as a subspecies of *P. halepensis*, occurs in Southern Italy (Calabria), on the Aegean Islands, in Thrace and Anatolia, on Cyprus, and in Syria, Northern Persia, and Western Afghanistan (3, 10). Since MALEJEFF (25) has proved that *P. pithyusa* and *P. eldarica* are to be united with *P. brutia*, the area of distribution of the latter must be extended to include the western portion of Central Transcaucasia and the south of the Crimea. *P. brutia* is therefore to be considered as an *East Mediterranean-Southwest-Asian* component.

VI. ECOLOGY OF THE PINE SYMBIONTS

For the study of the ecology of our two *Rostkovites* mushrooms an outline of the ecological requirements of their pine symbionts is indispensable.

The species *Pinus sylvestris* was only on one occasion found to be associated with *Rostkovites Boudieri*. In fact, the ecology of this pine widely differs from the Mediterranean conditions under which *R. Boudieri* usually occurs. As apparent from the above description of its area, *P. sylvestris* is distributed over the colder and drier parts of Eurasia. Whereever the species penetrates to the south it avoids the warmer lowlands and is limited to higher altitudes, ascending up to 2000 m. above sea level, while in the north it occurs mainly in the plains. In view of its absence from the Atlantic West-European countries and its preference for continental habitats, e. g. in the valleys of the Central Alps (36), and for dry localities this tree may be said to possess continental and xerophilous properties, the latter enabling its occasional penetration to the south. *P. sylvestris* thus represents a *Cool-Continental* type.

The distribution of *Pinus pinaster* indicates that this tree is partial to warmth and humidity. It thrives only on the Canaries and

at the coast or on islands of the Western Mediterranean. Where it recedes from the coast it ascends to higher elevations. In Morocco, for instance, it occurs as high as 1700 m. above sea level, and is thus seen to tolerate somewhat cooler climates as well. But, as pointed out by MAIRE (23) and EMBERGER (8), the species is found mainly on the western slopes of the mountains where it is exposed to the humid and mild winds from the Atlantic Sea. The tree also prefers soil conserving moisture and generally avoids dry habitats e. g. calcareous soil. *P. pinaster* may therefore be characterized as a THERMO-OCEANIC type.

Pinus pinea, as apparent from its distribution, also prefers warmth and humidity, but seems to tolerate drier climates than *P. pinaster*. Penetrating somewhat further east than the latter, *P. pinea* occurs spontaneously in the higher altitudes of the Anatolian mountains; here, however, it is — according to SCHWARZ (39) — restricted to granite soils and never occurs on calcareous soils. These facts indicate that the species may well tolerate cooler temperatures provided that sufficient moisture is available. *P. pinea* may accordingly be described as a THERMO-OCEANIC type.

Pinus halepensis is absent from the Canaries, Portugal, and Southern Spain, and is thereby shown to be xerophilous in character. From an edaphic point of view the species is likewise known to be xerophilous, as it thrives on the driest and most highly calcareous soils. Nursery trees of this species were successfully raised by OPPENHEIMER (29) even in soil with 80% chalk. *P. halepensis* is therefore to be denoted as a THERMO-XEROPHILOUS type.

Finally we have to deal with the ecological characterization of *P. brutia*. This tree has a markedly humid distribution, occurring rarely at low elevations and being absent even from the mountains of Northern Palestine (10, 32). The species is to be regarded as an OCEANIC type.

VII. ECOLOGY OF THE TWO ROSTKOVITES MUSHROOMS

Unfortunately little is to be learned from literature with regard to the ecology of our two mushrooms as the collectors never stated more than the mere name of the locality where they found them. We shall therefore have to gather what information we can

from the interpretation of their distribution, of the environmental preferences of their pine symbionts, and of the habitat of the mushrooms in Palestine.

Rostkovites Boudieri, as stated above, occurs under *P. pinea* and *P. pinaster*, i. e. in definitely humid habitats to which these pines are so partial. This agrees with the geographical distribution of the mushroom, and especially its occurrence in the Western Mediterranean and Corsica, where atmospheric humidity is high. In North Africa, too, it appears to have been collected near the coast, but GILBERT (14) unfortunately does not state the exact locality. *R. Boudieri* also seems to tolerate cooler temperatures if sufficient moisture is available, as GILBERT (14) reports its occurrence even at an altitude of 1000 m. on mountains in the vicinity of Nice. This is confirmed by MAIRE'S (24) collection of the mushroom under *Pinus sylvestris* on Mount Prades in the Eastern Pyrenees where this pine is said to occur at up to 2000 m. above sea level. Tolerance of a colder climate is further indicated by the occurrence of *R. Boudieri* in Western France (Mons and Locher) and at Trentino, but GILBERT (13) and SACCARDO (37) fail to state the symbionts with which the mushroom was associated in these localities. In Palestine *R. Boudieri* is also limited to the humid habitats of the coastal plain and has not so far been found in the pine forests further inland. In Rehovot it was collected on sandy soil, and in Tel Mond on a sandy loam, while it appears to be absent from the dry, calcareous soil found in some portions of the Palestinian coastal plain, e. g. at Ben Shemen. Similarly the month of February, when *R. Boudieri* appeared at the Palestinian coast, is the month of highest rainfall and of highest atmospheric humidity (80%), and the latter may be assumed to rise to a considerably higher level in the forest than in open localities. It may therefore safely be stated that *Rostkovites Boudieri* is best suited by oceanic conditions and is to be characterized as an Oceanic type.

As outlined above, *Rostkovites Bellini* was hitherto found associated only with *Pinus halepensis*, a tree which has in the preceding chapter been stated to be a thermo-xerophilous type. *R. Bellini* has so far not been found in the well explored Western Mediterranean. The ecology of its locality in Sicily was not mentioned by SACCARDO (37). In Palestine the species was found on sandy soil

in the coastal plain, i. e. under edaphically but not climatically dry conditions. However, the restriction of *R. Bellini* to the Central and Eastern Mediterranean and its exclusive association with *P. halepensis* tend to indicate the xerophilous nature of the mushroom. This would seem to be borne out by the structure of the base of this species, which ends in root-like processes measuring up to 6 cm. in length. We consider this "root" formation as a xerophytic adaptation to dry conditions: a relatively greater part of the mushroom thus lives underground and greatly increases its capacity of absorbing water and nutrients. We have noted similar adaptations when studying the fungus flora of Egypt (33). It may therefore be assumed that *R. Bellini* is xerophilous in nature and should be characterized as a Thermo-Xerophilous type.

VIII. THE ANCIENT MEDITERRANEIS

After this outline of the present distribution and ecology of our two species of *Rostkovites* and their pine symbionts we now turn to the determination of the localities and periods of their origin and migration. For this purpose we shall first have to review the palaeogeographical and palaeofloristic development of the regions where the mushrooms and their symbionts might have found their genesis and distribution, i. e. to describe the relative positions occupied by land and sea in the region of the ancient Thetis during the Tertiary period. The data quoted in this review have been compiled from various sources, and especially from ARLDT (1) and WULF (45).

During the Eocene period as well as during the preceding Cretaceous period the greater part of Asia minor and of the northern and southern Mediterranean countries were entirely submerged. At this time the climate was warm and humid and the coastal lands of the Thetis, extending far into central Europe and ancient Africa, possessed a purely tropical flora.

Not until the Oligocene period a great part of North Africa (except Cyrenaica and Northern Egypt), Palestine, Syria, Arabia, and Asia Minor emerged from the sea and became continents. Asia Minor, which formed a peninsula of the northern continent, the so-called Angaris was then separated by the Thetis from Syria-Arabia which was linked with ancient Africa, the so-called Aethiopia. The

countries bordering the Mediterranean Sea in the north, e. g. Italy and Greece, were then still submerged and only Spain and a part of Southern France had as yet become continents. The climate of the countries surrounding the Thetis was tropical but the first symptoms of drought are said to have been apparent in the countries on its northern coast.

At that period large migrations of organisms from East Africa to Arabia, Palestine, and Syria, are known to have taken place (34). But an exchange of organisms between the Aethiopia and the Angaris was prevented by the Thetis.

In the early Tertiary the central part of Northern Anatolia was, after SEMENOV (40) and other authors (5), linked with the Crimea.

In the later Miocene period the western part of North Africa until and including Tunisia was raised still higher above the sea. The Thetis still separated Asia Minor from Syria. However, other junctures had meanwhile formed between the northern and southern continents. Asia Minor was linked with the Balcan Peninsula and with Cyprus and the Aegean Islands. The latter, in their turn, were connected with Southern Italy (Upper Italy was still submerged), Sicily, and thus finally with Tunisia. An exchange of organisms between the northern and southern continents could then take place via this route. Although some of its parts were lost somewhat earlier this bridge persisted until the Diluvium. Another juncture across the western part of the Thetis, was represented by the Tyrrhenis which consisted of ancient Toscana, Elba, Corsica, Sardinia, linked in the north to southern France, and in the south — according to some authors — to North Africa. This bridge is said to have persisted until the Quarternary epoch. A further important link between the countries north and south of the Thetis was represented by the union of the Iberian Peninsula with North West Africa, which persisted until the middle of the Pliocene. This juncture greatly promoted the exchange of organisms between the two continents. It should further be mentioned that the greater part of the Macronesian Islands was then linked with the western Mediterraneis, e. g. Madeira with Portugal, and the Canaries with North West Africa and, according to some writers, also with the Iberian Peninsula. Madeira is said to have become separated from the continent not earlier than the

Miocene, but the Canaries only in the Pliocene. The climate during the Miocene was still hot but humidity began to decrease, especially in Anterior Asia where the drying up of the eastern part of the Thetis commenced (Tex-fig. 2).



Text-fig. 2. Palaeogeographical map of the Miocene period (after ARLDT (1)).

The Thetis, termed by ARLDT "Mediterranik", extends in the east almost to the Western Himalaya. In the north it is bordered by Northern Persia and Asia Minor, in the south by Syria and Arabia which are linked with the ancient Africa, the Aethiopis. The junctures of Asia Minor and the Balcán, of Southern Italy and Tunesia, and of the Tyrrhenis, are also apparent.

In the Pliocene the drying up of the eastern Thetis was completed, and the Central Asian, Persian, and Mesopotamian steppes were thus formed; Asia Minor became consequently linked with Syria-Arabia. The flora underwent important changes and assumed xerophytic character, creating a great abundance of new forms.

In the Quarternary epoch, when northern Eurasia passed its Glacial and Interglacial periods, the Mediterranean countries passed through two Pluvial periods interrupted by a long desert

epoch (12). Plants native in the northern region fled southwards before the ice, and the climate of Southern Europe also became cooler. In the Interglacial periods the climate of the Mediterranean turned warmer again and re-admitted the growth of thermophilous plants. These fluctuations are clearly reflected in the results of the investigations of CERNJAVSKI and KIRILIN, as quoted by GAMS (12). These authors examined samples from peat occurrences in Illyria which are said to date from the Quarternary epoch. They found in the lower layers plants such as *Pinus sylvestris*, *Picea*, *Alnus*, *Eriaceae*, *Carex*, and *Sphagnum*, which are indicative of moor formation under a cool climate. This corresponds to one of the Glacial periods. In the upper layers of peat these writers found thermophilous plants such as *Pinus pinaster* and *P. peuce*, which may be thought to have originated in one of the Interglacial Periods.

IX. ORIGIN AND MIGRATION OF THE PINE SYMBIONTS

The above palaeogeographical survey will serve for the better comprehension of the development of the pine symbionts of our two mushrooms and the history of their distribution. To begin with, all authorities agree that the genus *Pinus* has formed in the northern hemisphere, and this may be considered an established fact. However, opinions differ with regard to the exact place of origin of the genus. ENGLER (9) and all the other adherents to the theory of permanence of the continents, who believe that disjunctions of plant distributions are to be explained by migration only, maintain that *Pinus* — like most of the other *Coniferae* — has originated in the vicinity of the northern polar region. On the other hand, all those inclining to the continental drift theory, such as STUDDT (43), hold that *Pinus* and most other *Coniferae* have their origin in the northern temperate zone. The species of *Pinus* occurring in the south have migrated there from the north. In any case we have to imagine that even in the Tertiary the various species of pines, in accordance with their individual physiological and ecological properties, did not occur all in the same localities but were distributed over various zones and altitudes. The floristic homogeneity of the circumboreal flora, as originally conceived by HEER and partly also by ENGLER (9), appears to have been modified to some extent by the studies of KRISTOFOWITSCH (22) which were confirmed by WULF (45). These authors

demonstrated that during the Tertiary period a marked climatical and floristic zonation must have existed in the northern hemisphere, Adopting this view we now have to consider that our Mediterranean species of *Pinus*, the symbionts of our *Rostkovites* mushrooms, are bound to have grown in regions suiting their ecological requirements. Thus *P. pinea*, *P. pinaster*, and *P. brutia* were limited to humid, and *P. halepensis* to drier localities. Fossil remnants seem to confirm this at least in part, e. g. in the case of *Pityoxylon pineoides* Kraus, regarded as identical with *P. pinea*, of which specimens originating apparently from the Tertiary epoch were found in Sicily (43). With these considerations in mind a review of the history and migration of each of the pine symbionts dealt with here presents the following picture.

Pinus halepensis has above been shown to be predominantly distributed in the East, occurring neither in Portugal nor Southern Spain. In the east the species does not penetrate beyond Asia Minor and its occurrence even there is being disputed by some authors. Thus KOTSCHY (21) was the first to contend that the tree occurred only in Palestine but neither in Syria nor Southern Anatolia, and that the species found in the latter two countries were *P. brutia*, *P. syriaca*, and *P. carica*. More recently the forestry expert BERNHARD (2) and his pupil KEMAL (20) have supported this view. Their opinions do not, however, appear to agree with the facts, as BOISSIER (3), examining KOTSCHY's material, has found specimens of *P. halepensis* collected in Western and Southern Anatolia and Syria. Moreover, the species has recently been determined by MARKGRAF (26) from specimens collected in Southern Anatolia and has been quoted by POST-DINSMORE (32) from Syria. As regards Western Anatolia, SCHWARZ (39) still insists that the tree occurring there is *P. brutia* and not *P. halepensis*. It would thus appear that the distribution of *P. halepensis* does not extend beyond the south of Anatolia, and the question arises why it did not penetrate further into that country. Climatic factors alone can hardly be held responsible for this phenomenon. The explanation we wish to offer is that *P. halepensis* is a descendant of *P. brutia*, and that Southern Anatolia represents the place of its origin. The mother species occurs in Anatolia and the daughter species has formed in the south of this region. This would explain KOTSCHY's collection in Southern Anatolia of

various forms of *P. brutia* described by DON as separate species (e. g. *P. syriaca*, *P. carica*) which have, however, never been accepted by other writers and which may certainly be regarded as transitions to *P. halepensis*. In view of the close relationship it is not surprising to find that some authors (7, 11), wish to unite these two species in one.

We shall now discuss the problem at what period the formation of *P. halepensis* may have taken place and what may have been its causes. For this purpose the distribution and historico-floristic position of *P. brutia* must first be outlined.

P. brutia appears to us a typical remnant of the coastal flora of the eastern part of the ancient Thetis during the early Tertiary period. The disjunction of its distribution in Asia Minor, Northern Persia, and West Afghanistan definitely supports this view. This distribution is explainable only on the assumption that in the early Tertiary the Thetis extended so far as to be bordered in the east by the mountains of Northern Persia and Western Afghanistan. When, as described above, the Thetis dried up during the Miocene and Pliocene periods, *P. brutia* persisted on the mountains, while steppes and deserts formed in the plains. CZECHOTT (5) has pointed out similar modes of distribution of some other plants. This distribution also explains why *P. brutia* occurs in the South and West of Anatolia, but not in the north, except — as stated by BOISSIER (3) — in the Pontian region near Samsun. This occurrence corresponds to the assumed distribution of the tree in the Tertiary epoch. South and West Anatolia were then bordering the sea, while the central part of North Anatolia was, according to SEMENOV (40), linked with the Crimea and thus possessed a continental climate unsuitable for the growth of *P. brutia*. This also accounts for the occurrence of the species in the Crimea on the one, and in Colchis (Samsun) and Western Transcaucasia (Pazunda) on the other hand, as in the Tertiary all these localities were situated at the coast of the Thetis. We may therefore place the centre of origin of *P. brutia* in Anterior Asia and fix the period of its formation as not later than the early Tertiary. In view of the particular abundance of types occurring in Western Transcaucasia exclusively (25) we may further narrow the probable limits of its origin to the Colchis. The species would then have migrated to the east to Northern Persia and Western

Afghanistan, and to the west to Calabria. The species is accordingly to be regarded as a Colchic and Early Tertiary element.

The migration of *P. brutia* to the west proceeded firstly by way of the Aegean Islands, which were then linked by Cyprus to Southern Asia Minor and Northern Syria, and secondly through the Balcan Peninsula, which was connected in the Tertiary with Northern Anatolia. From there the tree migrated by way of the Ionian Islands to Calabria in Southern Italy, as all these continents persisted approximately until the Pliocene. *P. brutia* may therefore be characterized as a Colchic and Early Tertiary migrant.

As outlined above, the eastern part of the Thetis dried out completely in the Pliocene period, and Persia and Mesopotamia as well as Syria then became continental. At the foot of the Taurus mountains with their moisture loving *P. brutia* vegetation there formed regions with a more or less arid climate unsuitable for this species in its ancient form. A new type, *P. halepensis*, adapted to xerothermic conditions, thus arose. Circumstances necessitating the formation of a xerothermic species obviously prevailed only in Southern Anatolia and Syria; the Balcan Peninsula where *P. brutia* also occurred, remained surrounded by the sea, and only in the plains of Southern Anatolia steppe conditions induced the formation of a type so adapted. We may thus describe *P. halepensis* as a South Anatolian-North Syrian and Pliocenic element.

The migration of *Pinus halepensis* proceeded via Cyprus, the Aegean Islands, Southern-Italy, and Sicily, to North Africa. According to ARLDT (1) this bridge persisted until the end of the Pliocene. The migration over North Italy and Southern France to Northern Spain may have taken place later after the formation of Northern Italy and until the Quaternary epoch. But the extensive forests of *P. halepensis* in Tunisia and Algeria and the less developed stands in Eastern Spain indicate that migration proceeded through North Africa and not through Northern Italy. Moreover the assumption of a migration by way of Spain and Morocco is faced with serious ecological difficulties: Southern Spain and Western Morocco have a humid climate which would be unfavourable for the development and migration of a xerothermic plant. EMBERGER (8) states that in

its present day distribution *P. halepensis* also avoids the extreme west of Morocco. The species should accordingly be regarded as a North Syrian-Italic and Pliocenic migrant.

The distribution of *Pinus pinaster* has above been described as being restricted to the Western Mediterranean and not reaching further east than Dalmatia, where the species is found mainly in the more humid western portion. For the determination of its history we have to consider DI TELLA'S (44) description of its localities in Italy. According to this author *P. pinaster* occurs mainly in Toscana, further in Sardinia, and very frequently in Corsica, where it has also formed a variety v. *major* Lam. et DC. This variety has previously been described by TENORE as a separate species under the name of *P. Hamiltonii* (44). In addition *P. pinaster* occurs on the islands of Elba and Pantelleria. If we examine this distribution closely we find that all these localities are situated on the ancient Tyrrhenis, the bridge which was above stated to have linked during the Tertiary Toscana, Elba, Corsica, and Sardinia, with Southern France, and perhaps also with North Africa (1). The present distribution of *P. pinaster* appears to reflect its origin and migration on this ancient juncture. The tree may be thought to have originated in the central Tyrrhenis, most likely on Corsica, where large stands of the species are still in existence and where it has developed the above-mentioned variety. The Tyrrhenis bridge is said to have persisted until the Quarternary (1), but the origin and migration of *P. pinaster* must have taken place when North Africa was still linked with the Canaries and the Iberian Peninsula, and therefore not later than in the Pliocene period. We thus imagine the migration of the species to have proceeded by two routes: a northerly route by way of Toscana, Southern France, the so-called Hyeris, to Spain, the so-called Iberis, and to the east to Dalmatia where the above mentioned peat findings proved it to be present in the Quarternary; and a southerly route over Tunisia and Algeria to the Canaries and to Southern Spain and Portugal. *P. pinaster* may accordingly be described as a Tyrrhenian and Miocenian element, and also as a Tyrrhenian and Miocenian migrant.

As outlined in a previous section *Pinus pinea* occurs only in Asia Minor and Southern Europe, including Portugal, in Madeira and on the Canaries, but not in North Africa. During the Tertiary

this tree may be assumed to have been distributed along most of the northern coast of the Thetis and on part of her islands. This is indicated by the above mentioned discovery in Italy of what are said to be remnants of *P. pinea* from the Tertiary (43). But the species must have migrated to the Canaries and to Portugal and Southern Spain only after the Iberian Peninsula had been severed from Northern Africa, which took place in the middle of the Pliocene; otherwise its absence from Northern Africa, where ecological conditions are no less favourable for it than in Asia Minor, could not readily be accounted for. As stated previously the Canaries themselves were also separated from Africa in the middle of the Pliocene. We therefore have to imagine that after this event the Canaries remained linked for some time with Portugal and Southern Spain. ENGLER (9) in fact assumed such a connection between the Canaries and Europe. In our opinion *P. pinea* had its origin in the Iberian Peninsula while the latter was still linked with Madeira and the Canaries. The following considerations appear to support this assumption: 1) *P. pinea* is the closest relative of *P. canariensis*; according to SHAW'S (41) division of the genus *Pinus* both belong to the group *Parapinaster*. 2) The largest stands of *P. pinea* still occur in Southern Spain (cf. RIKLI, Die Pflanzenareale, T. 1). The migration to Italy and the Eastern Mediterranean must therefore have taken place in the late Pliocene, at a time when Sicily was severed from North Africa. This would explain why the species did not penetrate to North Africa by way of the Tunesian bridge. But this hypothesis of the period of origin of *P. pinea* is based on the assumption that Madeira and the Canaries were still linked with the Iberian Peninsula in the late Pliocene. ARLDT (1) leaves this question open, but holds that the separation did not take place before the Miocene. The distribution of *P. pinea* appears to us to afford strong indirect evidence to the effect that the separation occurred later than that, in the upper Pliocene. According to its origin *P. pinea* may therefore be characterized as an Iberian and Late Pliocenian element, and in view of its migration as an Iberian and Late Pliocenian migrant.

As apparent from fossil discoveries of *Pinus pliocenica* Kink (43) *P. sylvestris* has existed in the Pliocene. The above mentioned peat findings in Dalmatia (12) proved that in the Quar-

ternary the species occurred in Southern Europe only during the Glacial period, when the climate in this region had also become cooler. We therefore have to imagine that *P. sylvestris* during that period took refuge in the South, but returned to the north at the end of the Glacial period. As to its origin the species may thus be regarded as a North Angaric and Pliocenian element. In respect of its migration it may be called a North Angaric and Glacial migrant.

X. ORIGIN AND MIGRATION OF ROSTKOVITES *BOUDIERI* AND *R. BELLINI*

The above outline of the recent distribution and ecology of the *Rostkovites* mushrooms and their pine symbionts, and the elucidation of the genesis of the latter now permit us to reconstruct the origin and migration of *Rostkovites Boudieri* and *R. Bellini*.

Rostkovites Boudieri was seen to occur mainly in humid localities. Thus in Palestine, where some *Boletus* mushrooms are also found in stands of *Pinus* on calcareous mountain soil, this species was never collected in these drier habitats but appears to be restricted to the coast. We may therefore imagine that *R. Boudieri* was originally associated with a species of *Pinus* with similar ecological requirements. This can neither have been *P. halepensis*, which thrives in xerothermic habitats, nor *P. sylvestris*, which has its main distribution in cooler regions and penetrates to the Mediterranean only in isolated instances, when it is found at high elevations. There remain two species, *P. pinaster* and *P. pinca*, which both agree with *R. Boudieri* in their ecological preferences and either of which may have been its original symbiont. But in view of the fact that *P. pinca* has neither been reported from Northern Africa nor from Corsica, and that *R. Boudieri* is widely distributed in just these countries, (13, 14, 44), the conclusion appears to be warranted that *P. pinaster* was the species with which the mushroom originally entered into a symbiotic association. We may then further conclude that *R. Boudieri* has shared the historical fate of *P. pinaster* and that the association has first developed on the Tyrrhenis. This does not, of course, preclude the possibility that this mushroom may be older than *P. pinaster* and may previously have had mycorrhizal relations with other ancient species of pines or other conifers. In view of the

available evidence we have, however, to characterize *Rostkovites Boudieri* with regard to its origin as a Tyrrhenian and Miocene element, and in respect of its migration as a Tyrrhenian and Miocene migrant.

As regards *Rostkovites Bellini*, geographical and ecological considerations have in previous chapters been shown to indicate the probability of its origin in the east. The species was found associated with *Pinus halepensis* only and may be thought to have shared the history of this tree. Its mycorrhizae would accordingly have formed during a dry period in the Pliocene, after Asia Minor had become linked with Syria. This assumption is supported by the peculiar rootlike development of the base of this mushroom, which appears to indicate adaptation to xerothermic conditions. These conditions are known to have prevailed in Syria and Southern Anatolia in the Pliocene, at the period when the symbiont *P. halepensis* was formed. The origin of *R. Bellini* may therefore conveniently be ascribed to that period and the mushroom thus represents a South Anatolian-North Syrian and Pliocene element, and similarly a South Anatolian-North Syrian and Pliocene migrant.

XI. DISCUSSION

In our first mycogeographical work in 1921 (33) we advanced the hypothesis that fungi are no less limited in their phytogeographical relations than higher plants, and that the same laws govern their distribution. The results of the present study confirm this hypothesis in every respect. This is all the more remarkable because the mycorrhizal *Hymenomyces* dealt with in this paper were found to be associated with four different species of pines which differ widely in their ecological amplitudes. These pines might have been thought to carry the mushroom beyond the bounds of its proper area of distribution. However, we have demonstrated that, notwithstanding their association with a variety of symbionts, these *Hymenomyces* adhere to the distribution dictated by their own ecological requirements. The latter, and not the symbiotic relationship, are thus seen to decide the area over which these mushrooms may spread. In the case of *Rostkovites Boudieri*, *Pinus sylvestris* did not carry the mushroom with it to dry and cool latitudes but was found associated

with the fungus only within the area corresponding to the ecological preferences of the latter. The area of *R. Boudieri* thus remained restricted to the Mediterranean, especially the Western Mediterranean. It only penetrates further north in Western France, where the mild and humid climate approaches Mediterranean conditions and where many Mediterranean plants are known to occur. The two species of *Rostkovites* thus belong to that group of ancient tropical plants, noted in a previous paper (34), which depend for their distribution far more on the degree of humidity than on the level of temperature. DEGELIUS (6) has found similar phenomena to occur among lichens.

While thus seen to be very stable as regards the ecological conditions of its distribution *Rostkovites Boudieri* is less particular in the choice of its symbiont within its area of distribution. Its association with no less than four species of pines indicates that, although the mushroom depends on its symbiont for its nutrition, the nature of the symbiotic relation is not so delicate as to discriminate between these species of pines. It therefore appears that the specialisation of the mushroom to certain symbionts is not as well-defined genetically as the ecological range of its distribution.

In the ecological characterizations given above we denoted as oceanic some plants, e. g. *Pinus brutia*, which occur in humid mountainous sections of regions as dry as Northern Persia and Western Afghanistan. The term oceanic has hitherto only been applied to plants of the Atlantic and neighbouring regions (6). But the Atlantic flora represents the remnants of the flora of the Tertiary epoch which was notable by its high moisture requirements. This flora naturally persisted to a far larger extent in the west, where the necessary humidity was available, than in the east, where the drying out of the Thetis sea proceeded from the Miocene onwards. Only under the more humid conditions of high altitudes remnants of the Atlantic flora survived even in Central Asia and *Pinus brutia*, for instance, belongs to these remnants. As therefore neither a historical nor an ecological difference exists between the oceanic nature of the flora of the Western Mediterranean and the Central Asian remnants, we considered that the latter could with equal right be characterized as oceanic types.

In conclusion we should like to point out the remarkable extent to which the present distribution of the *Rostkovites* mush-

rooms agrees with our conceptions of the ancient Thetis. These mushrooms must be ascribed a definite value as palaeogeographical indicators. We only wish to recall the evidence for the existence of the Tyrrhenis in the Tertiary epoch which is represented by the fact that *Rostkovites Boudieri* occurs in Toscana and on Elba and Corsica. Although only animals and higher plants have in the past been considered to afford clues for palaeogeographical reconstructions, the cryptogams therefore may also be valuable indicators for this purpose.

XII. SUMMARY

The attempt was made to determine the origin and migration of two *Rostkovites* mushrooms found in the Mediterranean region on four species of pines (*P. halepensis*, *P. pinaster*, *P. pinea*, and *P. sylvestris*).

The area of distribution of the mushrooms and their pine symbionts was defined geographically. *Rostkovites Boudieri* was found to be an Omnimediterranean component, while *R. Bellini* represents an East Mediterranean component.

The elucidation of the area of distribution of the pine symbionts necessitated the discussion of their systematic position. As *P. halepensis* is frequently regarded as identical with *P. brutia* the position of the latter was also considered. *P. halepensis* is found to be an Omnimediterranean component, whereas *P. brutia* is an East Mediterranean-Southwest Asian component. *P. pinaster* is to be considered a Macronesian-Westmediterranean component, *P. pinea* a Macronesian-West-North-East Mediterranean component, and *P. sylvestris* an Euro-Siberian component.

The study of the ecology of the pine symbionts showed that *P. sylvestris* is a Cold Continental type, *P. pinea* and *P. pinaster* are Thermo-Oceanic types, *P. halepensis* is a Thermo-Xerophilous type, and *P. brutia* is an Oceanic type.

Rostkovites Boudieri is described as an Oceanic type, and *R. Bellini* as a Thermo-Xerophilous type.

For the better understanding of the origin and migration of the *Rostkovites* mushrooms and their pine symbionts a palaeogeographical description is given of the ancient Mediterraneis during the Tertiary and Quarternary epochs.

From their present and historical distribution and their ecological features *P. brutia*, *P. pinaster*, *P. pinea*, and *P. sylvestris*, are concluded to have always been limited to humid habitats, while *P. halepensis* occurred in dry localities. On account of their recent distribution and of fossil occurrences we define *P. brutia* as a Colchic and Early Tertiary element and migrant, *P. pinaster* as a Tyrrhenian and Miocene element and migrant, and *P. pinea* as an Iberian and Late Pliocene element and migrant. The xerophilous *P. halepensis*, on the other hand, which is assumed to be derived in the Pliocene epoch from *P. brutia* in the south of Anatolia, is described as a South Anatolian-North Syrian and Pliocene element, and as a North Syrian-Italic and Pliocene migrant. *P. sylvestris* may be termed a North Angaric and Pliocene element and a North Angaric and Glacial migrant.

On the basis of the above geographical, ecological, historical, and migratory relationships of these pines the original symbiont of *Rostkovites Boudieri* is decided to be *Pinus pinaster*. As it appears to have shared the historical fate of *P. pinaster*, *Rostkovites Boudieri* is likewise described as a Tyrrhenian and Miocene element and migrant. The xerophilous *R. Bellini*, on the other hand, seems always to have been associated with its symbiont *P. halepensis* and represents a South Anatolian-North Syrian and Pliocene element and migrant.

REFERENCES

1. ARLDT, Th. (1919). Handbuch der Palaeogeographie, 2 vols. Leipzig.
2. BERNHARD, T. (1913). Die Kiefern Kleinasien. Mitt. Deutsch. Dendrol. Ges.
3. BOISSIER, E. (1884). Flora orientalis.
4. BUESGEN, M. (1927). Waldbaeume. Jena.
5. CZECHOTT, H. (1937). The distribution of some species in Northern Asia Minor and the problem of Pontide. Mitt. Kgl. Naturw. Inst. in Sofia 10.
6. DEGELIUS, G. (1935). Das ozeanische Element der Strauch- und Laubflechtenflora von Skandinavien. Acta Phytogeographica Suecica 7, Uppsala.
7. ELWES, A. & HENRY, C. (1903—1913). The trees of Great Britain and Ireland. Edinburgh.
8. EMBERGER, L. (1939). Aperçu général sur la végétation du Maroc. Veröffentlich. d. Geobot. Inst. Zuerich 14: 40—157.
9. ENGLER, A. (1879). Versuch einer Entwicklungsgeschichte der extratropischen Florengebiete der nördlichen Hemisphäre. Leipzig.

10. FIORI, A. (1931). Il Pino Bruzio. *L'Alpe* 18: 328—330.
11. FITSCHEN, G. (1930). Handbuch der Nadelholzkunde. Berlin.
12. GAMS, H. (1934). Zur Geschichte, klimatischen Begrenzung und Gliederung der immergrünen Mittelmeerstufe. *Veroeffentl. d. Geobot. Inst. Ruebel in Zuerich* 12, 42 pp.
13. GILBERT, E. J. (1931). Les Bolets. Paris.
14. GILBERT, E. J. (1936). *Ixocomus leptopus* Persoon. *Bull. Soc. Myc. France* 52: 252—253.
15. GOLA, J. (1926). Sopra alcuni ibridi tra *Pinus pinaster*, *P. halepensis*, e *P. brutia* nei dintorni di Grado. *Atti Accad. Veneto-Trentina* 16.
16. HEIM, R. (1936). Trois bolets gigantesques d'Afrique et de Madagascar. *Rev. de Myc.* 1: 3—18.
17. HEIM, R. (1939). Les Bolets à tubes libres. *Rev. de Myc.* 4: 5—20.
18. INZENG, G. (1878). *Boletus Bellini* Inz. *Atti Acad. Gioen. Catania* 12: 111—113.
19. INZENG, G. (1879). Funghi Siciliani.
20. KEMAL, A. (1935). Grundlagen, Bedingungen und Aufbau der Forstwirtschaft in der Tuerkei. Ankara.
21. KOTSCHY, Th. (1858). Reise in den cilicischen Taurus. Gotha.
22. KRISTOFOWITSCH, A. N. (1934). Textbook of Palaeobotany. Leningrad. (Russian).
23. MAIRE, R. (1926). Carte Phytogéographique de l'Algérie et de la Tunisie. Alger.
24. MAIRE, R. (1937). Contribution à l'étude de la Flore Mycologique de la Catalogne. *Publ. de l'Inst. Bot. de Barcelona*, 3(4), 12 pp.
25. MALEJEFF, P. (1929). *P. pithyusa* u. *P. eldarica*. *Mitt. Deutsch. Dendrol. Ges.*
26. MARKGRAF, F. (1928). *Plantae anatolicae Nowackianae*. *Notisbl. d. Bot. Gart. u. Mus. Berlin* 10: 359—377.
27. MELIN, E. (1925). Untersuchungen ueber die Bedeutung der Baummykorrhiza. Jena.
28. MERENDI, A. (1931). Il pino Domestico. (*Pinus Pinea* L.). *L'Alpe* 18: 295—308.
29. OPPENHEIMER, H. R. (1933). Studien zur Keimung und ersten Entwicklung der Aleppokiefer und Kermeseiche. *Gartenbauwiss.* 7: 308—364.
30. PAPAJOANNOU, J. (1936). Ueber Artbastarde zwischen *P. brutia* Ten. and *P. halepensis* Mill. in N. O. Chalkidiki, Griechenland. *Forstwissenschaftl. Centralbl.*
31. PILAT, A. (1932). Contribution à l'étude des Hyménomycètes de l'Asie Mineure. *Bull. Soc. Myc. France* 48: 162—189.
32. POST, G. & DINSMORE, J. E. (1933). Flora of Syria, Palestine, and Sinai. Beirut.

33. REICHERT, I. (1921). Die Pilze Aegyptens. *Englers Bot. Jahrb.* 56: 598—727.
34. REICHERT, I. (1940). *Colus hirudinostus* Cav. et Séch. in Palestine and its taxonomic and phytogeographical position. *Pal. Journ. Bot., Rehovot Ser.* 3: 183—208.
35. REICHERT, I. (1940). Studies on mushrooms and other fungi of the forests of Palestine. II. *Boletus Boudieri* Quél. and B. Bellini Inzenga. *Pal Journ. Bot., Rehovot Ser.* 3: 209—224.
36. RUEBEL, E. (1930). Die Pflanzengesellschaften der Erde. Berlin.
37. SACCARDO, P. A. (1916). Hymeniales. *Flora Italica Cryptogama*.
38. SCHIMPER, F. W. & FABER, F. C. v. (1935). Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena.
39. SCHWARZ, O. (1935). Die Vegetationsverhaeltnisse West Anatoliens. *Englers Bot. Jahrb.* 67: 279—436.
40. SEMENOV, A. (1899). Some conceptions of the past of the flora and fauna of the Crimea. *Mem. Acad. Sc. St. Petersburg* 8:19. (Russian).
41. SHAW, G. R. (1914). The genus *Pinus*. *Publ. Arnold Arboretum* 5, Cambridge.
42. SINGER, R. (1938). Sur les genres *Ixocomus*, *Boletinus*, *Phylloporus*, *Gyrodon* et *Gomphidius*. *Rev. de Myc.* 3: 35—53.
43. STUDT, W. (1926). Die heutige und fruehere Verbreitung der Koniferen und die Geschichte ihrer Arealgestaltung. *Mitt. d. Inst. f. Allg. Bot. Hamburg* 6(2): 167—307.
44. TELLA, G. di (1931). Il Pino Marittimo o Pinastro, (*Pinus Pinaster* Sol.). *L'Alpe* 18: 311—320.
45. WULF, E. (1936). Historical Geography of Plants. Moscow. (Russian).

EARLY DIAGNOSIS OF JAFFA ORANGE BLEMISHES AND DISEASES BY MEANS OF ULTRA-VIOLET RAYS

By G. MINZ

Division of Plant Pathology, J. A. P. Agr. Res. Sta., Rehovot

Jaffa oranges in Palestine annually suffer heavy losses during storage and in transit from fruit rots, especially from moulds caused by the fungus *Penicillium* sp. and from stem-end rot caused by the fungus *Diplodia* sp.

One of the most effective means of reducing this wastage is the careful elimination before packing of all diseased and blemished fruit which is likely to rot. But the process of elimination according to outward symptoms is limited by the fact that the latter are not always readily distinguishable. It therefore became necessary to search for ways in which the efficiency of such examinations could be increased.

In recent years the fluorescence emitted by objects exposed to ultra-violet rays has found increasing use for analytical purposes, e. g. in the distinction of germinating seeds of soy-bean and clover varieties (1). We decided to apply ultra-violet rays to citrus fruits in the hope that the differences in the fluorescences given by the diseased and healthy portions of the fruit, respectively, would furnish an easier and more efficient means of detecting injury.

For this purpose we used the ultra-violet ray lamp "Philora" with metal reflector, produced by Messrs. Philips, of the type HPW 57202 E/70 120 W., which was kindly placed at our disposal by Dr. M. Lehrer, Tel-Aviv. Exposing them to the rays of this lamp we examined Jaffa orange fruits naturally or artificially infected with rots, as well as various types of blemishes, and compared them with the reflex pictures of healthy fruit.

After this work had been commenced investigations on related subjects by HAUSSMANN (2) were brought to our notice. Our observations agree in most respects.

1) *Healthy Fruit*

The normal orange colour of the flavedo of Jaffa oranges on exposure to ultra-violet rays assumes an amparo purple appearance*), while the normally white albedo appears pale amparo purple.

2) *Fruits affected with rots*

In fruits infected with stem-end rot (*Diplodia*) or with green mould (*Penicillium digitatum*) the flavedo in day-light assumes a watery orange colour where the disease begins to affect it; under ultra-violet rays, however, the diseased portion has a fluorescence of martius yellow coloration and is clearly distinct from the healthy portion from which it is separated by a well-defined border-line. In day-light there is no such well-marked transition from the colour of the diseased to that of the healthy portion. The albedo of fruits affected by these rots normally has a watery white colour, but when exposed to ultra-violet rays it has a fluorescence of pale amparo blue coloration.

In the case of fruits affected with stem-end rot all fluorescences cease to be emitted by the flavedo when it turns brown, and by the albedo when turning light brown as seen by the naked eye.

3) *Fruits artificially infected with rots*

A number of Jaffa orange fruits were artificially infected with either stem-end rot or mould, and were then examined daily under the ultra-violet ray lamp. Throughout the incubation period of these diseases no optic changes became apparent. Only when they had become somewhat softened the fruits began to give the fluorescence of naturally infected fruit.

4) *Wounded and Blemished Fruit*

Changes in the flavedo which are caused by mechanical blemishes and bring about injury to the peel, have the following fluorescences when exposed to ultra violet irradiation:

*) The colours have been described according to RINGWAY, R., Color Standard and Color Nomenclature, Washington, 1912.

(a) Wounds

Fissures or punctures, which are not readily seen or invisible to the naked eye have a fluorescence of a clear dull green-yellow coloration.

(b) Blemishes

Deep pox (nuksan) and hail spots—depressions the natural colour of which is brown to light brown—have a fluorescence of deep lavender colour.

Superficial pox (nuksan), slight depressions of the oil glands and the tissue surrounding them, which naturally appear yellow-orange in colour, have a fluorescence of deep lavender, sometimes accompanied by spots of clear dull green-yellow coloration.

Oleocellosis—depressions of the tissue surrounding the oil glands the natural colour of which in ripe fruit are orange-yellow—under ultra-violet irradiation appear as spots of clear-dull green-yellow colour.

Pressure spots—resembling oleocellosis but that the oil cells have been compressed—have a fluorescence of ousal green to clear dull green-yellow.

Scabbed injuries, such as Silver Scurf, Black Scurf, Thrips marks, have no fluorescence when exposed to ultra-violet rays.

Insect punctures have the fluorescence of punctures and appear clear dull green-yellow.

5) *Ethereal Oil*

In accordance with the results obtained it might have been assumed that the fluorescence of injured, blemished, or diseased fruit was due to the ethereal oil liberated when the oil glands are destroyed; oil cells are scattered over the whole surface of the peel of Jaffa oranges. Experiments made in order to verify this point yielded the following results:

(a) Puncturing of the oil glands: the liquid secreted by these glands has a clear dull green-yellow fluorescence.

(b) Oil extracted from the glands by means of a pipette or oil expressed from orange peels has a clear dull green-yellow fluorescence.

(c) Fresh ethereal oil expressed from orange peels and filtered through filter paper has a fluorescence of pale viridine yellow colour.

(d) The residue remaining in the filter in the previous experiment has a calliste green fluorescence.

The effect of ultra-violet rays may thus be summarized as follows:

- (1) they are unable to detect either mould or stem-end rot during the incubation period in the fruit;
- (2) only after the diseased part has begun to soften to the touch are they able to distinguish the diseased from the healthy portions of the fruit by the martius yellow fluorescence of the former and the amparo purple fluorescence of the latter; in day-light these portions are indistinguishable by their colour;
- (3) they may serve to detect wounds and blemishes invisible to the naked eye (fissures) or not readily seen (pressure spots, oleo-cellosis) as these distinctly show a light fluorescence of clear dull green-yellow coloration;
- (4) they facilitate the detection of blemishes such as pox (nuksan) or hail spots as these have a distinct deep lavender fluorescence;
- (5) the distinct fluorescence of injured, blemished, or diseased fruit may be assumed to be due to the ethereal oil secreted by the oil glands of the peel;
- (6) ultra-violet lamps therefore might be of practical value in the detection of fruit blemishes but not of fruit rots.

REFERENCES

1. CHMELAR & MOSTOVOJ (1934). A quick method for distinguishing of Soybean Varieties and Clover species after Luminescence of germinated grains. (Czech, English summary). *Bull. Czech. Acad. Agr.* 10:289—295.
2. HAUSSMANN, G. (1935). Sopra un nuovo metodo per svelare le ammaccature negli agrumi. *Ann. d. Speriment. Agrar.* 15, 5 pp.

NOTES

A HEART-ROT OF APPLE TREES CAUSED BY *Diplodia* sp.

By J. PERLBERGER

Division of Plant Pathology, J. A. P. Agr. Res. Sta., Rehovot.

During the winter of 1938/39 and of 1939/40 a wood rot not so far described in literature appeared on apple trees in the coastal region of Palestine. Trees of the varieties Duchess of Oldenburg and Grand Alexander were in these winters prepared by growers in Giv'ath Brenner, near Rehovot, to be top-worked with another variety. For this purpose most of the limbs were cut back during the winter months and the wounds were covered by a protective wood-paint. It was then found in spring that some of the shortened branches had dried and blackened at the top. Their bark was easily peeled off, and was covered by black pycnidia. The majority of the trees remained outwardly healthy, but when the tips of the branches and the dried parts were removed, it was found that the heart-wood below the dried portion of the branch-top had also turned brown. The brown tissue in the heart-wood extended down the full length of the branches and trunk of the scion until the point of graft union between stock and scion, and in some cases even penetrated into the heart-wood of the stock. Although the bark appeared dark yellowish-brown the wood-tissue immediately below the cambium, the cambium itself, and the bark of the dried branch tops remained healthy and living. In isolated cases the disease also spread to the bark of the thicker portions of the branches.

A brown mycelium divided into many cells, and branching in all directions in the wood tissue, could be observed in microscopical sections of all discoloured parts of the wood, and was found to penetrate into the radial medullary rays.

The pycnidia found on the bark of the dried portions were determined as those of a species of *Diplodia*. The cultures made from

samples of diseased wood along the whole extent of the infection yielded *Diplodia* sp. in every instance, except for rare cases in which *Fusarium* sp. also appeared in 1938/39, and an as yet undetermined basidiomycete was found in 1939/40. In cultures as well as on the bark pycnidia of *Diplodia* appeared singly and without stroma. The size of these pycnidia varies and reaches 700μ , but the majority measures approximately $300-500 \times 200-500\mu$. The spores are elliptic in shape, and more or less regularly divided by a septum. The spore wall is thick and distinct from the protoplasm of the spore. The spore is brown in colour, and characteristically striate, with dark and lighter parallel stripes. The size of 100 spores varies from 16.4 to 23.4μ in length and from 11 to 16.5μ in width, while the majority of spores measures $19-22 \times 13.75\mu$.



Text-fig. I.
Cross-section through trunk
of an apple tree affected by
Dyplodia heart rot. The
black central portion has
been invaded by the fungal
mycelium.

This appears to be the first record of the occurrence of *Diplo-*
dia sp. in connection with a rot of heart-wood, especially of deciduous
fruit trees. The fungus *Diplodia Griffoni* Sacc. et Trav. is, however,
known to produce cankers of the bark of deciduous fruit trees, par-
ticularly of apples (see G. H. CUNNINGHAM, N. Z. Journ. of Agric.
27:380—384, 1923). M. L. ALCOCK mentioned the fungus as causing
die-back of apple-trees (Trans. Brit. Myc. Soc. 8:190, 1923). H. S.
FAWCETT also described *Diplodia natalensis* Evans as the cause of
die-back of peaches (Citrus diseases and their control, p. 327, 1936).

The spores of our *Diplodia* possess striate markings on the spore wall and are only slightly smaller than those of *D. natalensis* the spores of which, according to FAWCETT, measure $24 \times 15 \mu$. We compared our material with *D. Griffoni* from the herbarium of SAVULESCU (Fasc. XXIV, No. 1177) and with *Diplodia* sp. isolated from citrus trees and fruits by F. LITTAUER, and found the spores of our fungus to be unlike the former but almost identical with the latter. Citrus fruit inoculations carried out by LITTAUER with our fungus produced a type of stem-end rot indistinguishable from the *Diplodia* rot common in this country. Although this appears to indicate that the fungus found by us on apple trees is closely related with the *Diplodia* occurring on citrus, which is probably a type of *D. natalensis*, its final identification will have to be the subject of further investigations.

Diplodia sp. is well-known in Palestine as a cause of die-back of citrus branches. While, however, in citrus branches the fungus does not spread much further in the wood than in the bark, we find that in our case it only spreads over a small portion of the bark and then penetrates into the wood for a distance of 80—120 cm from the point of infection. It would appear that in the two cases reported here the fungus attacked two varieties which do not thrive under the environmental conditions prevailing in the coastal plain; entering at the cut surface of the branches it therefore easily penetrated deep into the wood of these trees.

GYROCERAS CELTIDIS (Biv.-Bernh) Mont. et Ces. ON LEAVES OF CELTIS

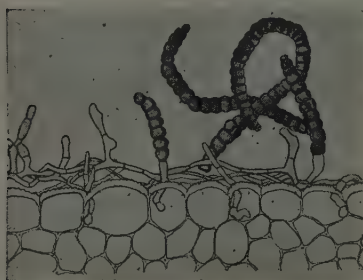
By M. CHORIN

Division of Plant Pathology, J. A. P. Agr. Res. Sta., Rehovot.

In autumn 1939 most of the leaves of two species of *Celtis* (*Celtis australis*, *C. orientalis*) in the botanical garden of Mikveh Israel Agricultural College were found to be affected with a leaf-spot disease caused by the fungus *Gyroceras celtidis*. As first symptoms of the disease round velvet-like spots of dark-brown—greenish coloration appear on the underside of the leaves. The spots are usually surrounded by a more or less distinct halo of lighter colour;

they may unite to form one extensive dark-brown area covering the greater part of the leaf and up to 15 mm in diameter. On the upper side of the leaf there appear round, dried spots coloured greyish-brown. With the further development of the disease the affected leaves are eventually shed.

The fungus associated with this disease is known as *Gyroceras celtidis* (Biv.-Bernh.) Mont. et Ces. The delicate whitish mycelium of this fungus develops within the cells of the epidermis; it also penetrates into the vessels of the leaf, which it blocks, and into other cells of the leaf blade. Small vertical processes from epiphylllic hyphae elongate somewhat and consecutively cut off spores at their tip. These conidiophores are shortish, measuring $10-18\mu$ in length, and $4-5\mu$ in width, and usually round off at the tip; their colour is light green. The spores which are at first oblong and light in colour later turn dark brown and become round in shape.; they measure $4-8\mu$ across. The spores are borne on the tip of the conidiophores as dark brown chains. These chains are straight when still young, but later curve backwards at the tip; they measure $4.5-8\mu$ in diameter and attain a length of $90-140\mu$ or more. Within the chains larger spores sometimes occur which are distinct by a longitudinal or transverse septum. The chains readily break up into small fragments comprising varying numbers of spores which are then dispersed in this form. (Text-fig. 1).



Text-fig. 1.

Section through the upper part of a leaf of *Celtis australis* affected by *Gyroceras celtidis*. Early stages of spore development are seen on the left. On the right appear two erect spore chains, and between them curved fragments of chains severed from their conidiophores. ($\times 452$).

Gyroceras celtidis has first been described by BIVONA-BERNHARDI in 1813 as *Monilia celtidis*. It was named *Gyroceras celtidis* by MONTAGNE and CESATI in 1856. An accurate description of the fungus was given by LINDAU in 1907 (Rabenhorst's Kryptogamenflora VIII, p. 605) who also outlined the distribution of the fungus.

It should be noted that the drawing reproduced by LINDAU differs from our observations in that he pictured the conidiophores as much longer and narrower than those found in our material. Unfortunately LINDAU did not quote any measurements of the conidiophores. Moreover, we found the fungus to penetrate into the tissue of the leaf blade, a fact of which no mention is made in LINDAU's description.

The fungus *Gyroceras celtidis* has previously been recorded on *Celtis australis* on the shores of the Adriatic Sea, in Southern Switzerland, and Upper Italy. It has further been found on *Celtis dhinensis* in Japan, and on *Sponias sinensis* in Portugal. However, the occurrence of *G. celtidis* on *Celtis orientalis* in Palestine, as reported in this note, seems to be the first record of the disease on this host. This range of distribution together with the fact that the fungus is restricted to members of the *Celtidae* (*Celtis*, *Sponias*), which occur chiefly in the tropics, suggest that the fungus may be considered as tropical oceanic in character.

INOCULATION OF RYE WITH *CLAVICEPS* *PURPUREA* IN PALESTINE

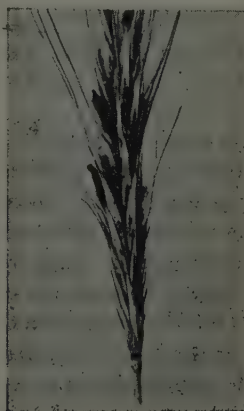
By ZEHARA AVIZOHAR

Division of Plant Pathology, J. A. P. Agr. Res. Sta., Rehovot.

The fungus *Claviceps purpurea* which causes the ergot disease of cereals, has not so far been recorded in Palestine either on wheat or on the rye successfully grown in this country since 1937 by Dr. M. PLAUT, the Head of the Division of Agronomy and Seeds at this Institute. The disease appears to occur most frequently in cold and humid countries and more rarely in warm and dry regions. A survey made by VLADIMIRSKY (U.S.S.R. Sovetsk. Bot. 1939, 5:77-87) in Russia, where the fungus occurs on rye, showed it to be widespread in the northern parts of the country, while it seldom appeared in the south and south-east. According to this author the optimum climatic conditions for the disease are temperatures not exceeding 15°C. and relative atmospheric humidities of not less than 70%. It was therefore of interest from a phytopathological-ecological point of view to determine whether the disease could develop in Palestine.

The ergot material used for inoculation was supplied by Dr. PLAUT to whom I am also obliged for placing one of his experimental plots at my disposal. The ergots were sent from England but details of their origin were not available.

Inoculations were made on May 14th 1940 on a variety of summer rye of the *multicaule* type ("de la Saint Jean") which had been sown on January 28th 1940 at 2½, 5, 7, and 10 cm depth in sandy soil and had germinated on February 15th. The plot was irrigated one day before and two days after inoculation. The average daily mean temperature during the week preceding inoculation was 22.4°C., while the mean relative humidity of the air was 57.2%. During the week following inoculation the average daily mean temperature was 25.4°C, the mean relative humidity of the air 50.2%. It should further be emphasized that khamsins (hot and dry winds) were frequent shortly before and after inoculation. Thus two days before inoculation a strong khamsin prevailed which raised the temperature up to 36.8°C and lowered the relative atmospheric humidity to as little as 9%. A further period of khamsins, which lasted three days, commenced two days after inoculation; on this occasion temperatures reached 42.4°C, while the relative atmospheric humidity fell to a minimum of 11%.



Text-fig. 1.

Ear of rye infected with *Claviceps purpurea*. Two sclerotia are visible on the left.

Inoculations were carried out in the following manner: sclerotia of *Claviceps purpurea* were disinfected by 15 minutes immersion in a 1:1000 solution of corrosive sublimate. They were then cut into slices and placed into Petri dishes on potato dextrose

agar with a pH value of 7—7.4. Growth was slow and after 10 days the cultures had grown not more than 2 cm but already contained conidia. A suspension in tap water was then made from the cultures and was applied to the flowers by means of a brush, as suggested by KIRCHHOFF (Centralbl. f. Bakt., Abt. 2, 77:310—369, 1929). One ear each of 20 rye plants was inoculated in this way. Inoculated ears were enclosed in paper bags. Pieces of cotton wool soaked in water were introduced into these bags in order to ensure the necessary humidity during the period of infection.

Four typical sclerotia appeared after 20 days on one of the inoculated plants which had been sown 5 cm deep (Text-fig. 1). The formation of these sclerotia may be assumed to be due to the special moisture conditions under which the plants were kept, viz. the rise in atmospheric humidity brought about by irrigation, and later the creation of a humid atmosphere around the inoculated ears by means of moist cotton wool.

STEM BLIGHT OF THE CASTOR BEAN

By I. REICHERT

Division of Plant Pathology, J. A. P. Agr. Res. Sta., Rehovot.

The castor bean (*Ricinus communis*) is as yet rarely being cultivated in Palestine as an economic crop but is usually grown as an ornamental plant. In recent years it has also come to be used for hedges of orange or banana plantations. What makes it so suitable for this purpose is its rapid and vigorous growth and the fact that it serves as an excellent windbreak.

In 1937 we first became aware of a serious disease of the castor bean plant at Ashdot Ya'akov in the Jordan Valley, about 200 m. below sea-level, where they had been planted as a windbreak around a banana plantation. We were told by local growers that they had previously noticed this disease in 1935 in some other plantations. This disease affects both young and old plants. Castor beans, if used for windbreaks, are usually sown in July and the disease appears during the winter months (November). The leaves begin to wilt, and dry up. On closer examination the stem is seen to rot progres-

sively from the root collar upwards. At first the roots remain intact but after some time they also blacken and rot. The stem is covered by bands of orange-pink pustules which break through the bark. Later the bark peels off and the tissue below it blackens as well. When the disease reaches the peak of its development the leaves are shed, and a black strand running from below upwards forms on the western side of the stem.

The damage done by this disease is very considerable and increases annually. In 1937 about 35% of the plants were suffering from it and in 1939 only a few remained unaffected in a hedge of some 5000 plants (Text-fig. 1).



Text-fig. 1.

Portion of a hedge of *Ricinus* killed by *Fusarium* stem blight. The leaves have been shed.

The examination of the diseased plants revealed that the orange-pink pustules covering the stem are sporodochia of the fungus *Fusarium*, i. e. sclerotial bodies bearing conidia on special branching conidiophores. The vascular bundles and bark of the root and stem are filled by a mycelium which, as stated above, appears to develop from the base of the stem in an upward direction and eventually breaks through the bark to form its fruit-bodies. The cultures made from the root yielded two species of *Fusarium*, one assuming a bluish-violet coloration if grown on an alkaline substrate, and another remaining white in culture. These were identified through the courtesy of the Imperial Mycological Institute, Kew, London, by Dr. W.L. GORDON, Winnipég, Canada, to whom we are greatly obliged for the assistance rendered to us thereby. The former species was found to be

Fusarium orthoceras App. et Wollw. while the latter was identified as *Fusarium semitectum* Berk. et Rav. The cultures made from the stem yielded *F. orthoceras* only.

Which of the two species is chiefly responsible for the disease can only be decided by infection experiments. The formation of sporodochia on the stem would point to *F. orthoceras* as the principal causal agent as, according to WOLLENWEBER and REINKING (Berlin 1935), only this species produces sporodochia, while *F. semitectum* does not do so. The spores from the sporodochia were also seen to be characteristic of *F. orthoceras* and to be hook-shaped and pedicillate. However, when the sporodochia from dried specimens kept for 3 months were treated with alkaline solutions they showed no discoloration.

It should be added that another fungus, *Diplodia natalensis*, often appears under the bark of castor beans affected with this disease after the rot has advanced far. The role played by this fungus in the development of the disease can only be determined by accurate infection experiments.

Diseases of the castor bean plant caused by *Fusarium* have so far been rarely mentioned in literature. KVASHNINA (Bull. North. Caucasian Plant Prot. Sta. 1928, as abstracted in R. A. M. 7:765, 1928) reported *Fusarium ricini* to attack the flowers of *Ricinus* in the Northern Caucasus. In Italy BALDACCII (Atti Ist. bot. Univ. Pavia, ser. IV, 10: 37—39, 1937, abstracted in R.A.M. 17: 135, 1938) isolated from dark brown spots on stem, leaves, and inflorescences of castor beans *F. scirpi* and *F. moniliforme* as well as *F. semitectum* which we also found associated with the disease in Palestine. Of the species *F. orthoceras* on the other hand this is the first record on *Ricinus*. ARRUDA and GONCALVES (Biologico 3:232—235, as abstracted in R.A.M. 17:65, 1938) recently described a "Wilt" of the castor bean in Sao Paulo, Brazil, which closely resembles the disease found by us, as the plants also wilt and the stem is covered by salmon-pink bands of sporodochia. The species of *Fusarium* causing this condition in Brazil has not yet been identified.

Climatical conditions at Ashdot Ya'aqov in the Jordan Valley, where the disease occurred, are subtropical in character. According to ASHBEL (Rainfall map of Palestine, 1939) and OPPENHEIMER (Acclimatization of tropical and subtropical fruit trees in Palestine, in

press) the yearly mean temperature in the Valley is about 20.9°C, the mean of the warmest month (August) being 28.9°C, and that of the coldest month (January) 12.2°C. Annual rainfall amounts to about 350 mm.

The humidity of the atmosphere around the diseased *Ricinus* plants has certainly been much increased by the frequent irrigations of the banana plots around which they were planted. Unpublished studies by MENDEL, of the Division of Horticultural Physiology and Genetics of this Institute, who investigated the effect of flooding on the level of relative humidity in tomato seed beds at Ashdot Ya'aqov, indicate that relative atmospheric humidity above irrigated plots at noon exceeds that above unirrigated plots by 5—8%. If this is the case even with small tomato plants atmospheric humidity must be considered to be increased far more by the flooding of banana plantations.

Attention must be drawn to the fact that the *Fusarium* stem-blight of *Ricinus* has appeared only at Ashdot Ya'aqov and never at any of the neighbouring settlements of the Jordan Valley where castor beans are also used as windbreaks around banana hedges.

Among the thousands of diseased plants in the *Ricinus* windbreaks at Ashdot Ya'aqov a few were observed to remain unaffected. Their fruit showed some slight morphological deviations from the usual type, and the possibility of their representing resistant strains is now being tested.

A. ZAHLBRUCKNER

Botanical science, and especially lichenology, has recently suffered a heavy loss by the death of ALEXANDER ZAHLBRUCKNER. He mastered and shaped the whole of our lichenological knowledge to an extent comparable only to DE CANDOLLE'S or ENGLER'S mastery and achievements with the higher plants. Lichenology has been sadly neglected by many generations of botanists, and even to-day cannot yet be said to have reached the level of other sections of cryptogamic research. However, ZAHLBRUCKNER has paved the way for the advance of the study of lichens, and, were it not for his life-work, the confusion and ignorance in this field would be infinitely greater.

ZAHLBRUCKNER has published fundamental contributions to the knowledge of lichens in most parts of the world, including Europe, Asia, Africa, America, Australia, New Zealand, and the Oceanic Islands. His researches covered forms from the remotest corners of the earth, and countless were the types he described. And, what is most remarkable in view of the scope of his work, is the fact that Z. himself has never travelled outside northern and central Europe. His fame went before him, and collectors of lichens all the world over sent him their material for identification.

ZAHLBRUCKNER alone, with this world-wide knowledge, was qualified to cope with the utter confusion of types in contemporary lichenology. The taxonomy of lichens had been almost entirely neglected until his time. The publication, in *Englers Pflanzenfamilien*, of his system of lichens which represents a summary of the taxonomy and geography of all lichens known, therefore marked a fundamental advance of modern lichenology and has become the basis of all further research in this line.

Side by side with this basic systematic work ZAHLBRUCKNER also tackled another task which will perpetuate his name for ever.

The greatest difficulty confronting the systematic study of lichens was the fact that lichenological literature consisted of a mass of minor and major contributions scattered over thousands of sources. A lichenologist describing a new species could never be certain whether this had been published previously and was at a loss where to search for an earlier description. ZAHLBRUCKNER, as he told me himself, spent no less than 30 years in the compilation of this monumental work. His *Catalogus lichenum universalis*, the first volume of which appeared in 1918 and the ninth and last volume in 1933, constitutes a complete book of reference for lichenologists in all the world, and comprises everything published on any lichen.

A further valuable progress of lichenological knowledge was marked by ZAHLBRUCKNER's re-edition of that part of *Rabenhorst's Kryptogamenflora* which deals with lichens. He enlisted the collaboration of specialists from all countries for this comprehensive revision of the lichens of Central Europe and the edition, which has not yet been completed, contains monographs of the genera of lichens occurring there. The work is of outstanding importance also for the taxonomy of types from other parts of the globe.

In short, it was ZAHLBRUCKNER who gave lichenology its present day shape, and his work represents the foundation on which all future study of lichens may be based with confidence and security.

His personality and his masterly knowledge of the subject made ZAHLBRUCKNER the spiritual head of lichenologists in all the world. Whoever, like myself, had the privilege of making his personal acquaintance and was fortunate enough to work under his guidance, knows to value his personal qualities, notably his personal charm, his kindness, and his invariable readiness to help. ALEXANDER ZAHLBRUCKNER's name will never be forgotten by botanical science nor by his numerous friends and admirers.

I. R.

YAKHIN

**THE AGRICULTURAL CONTRACTORS
CO-OPERATIVE ASSOCIATION LTD.**

Creation of New Settlements on the
Basis of Plantations & Mixed Farming



Cultivation of Orchards — Carrying
out Work in all Settlements of Eretz
Israel



Picking, Packing and Export of
Citrus Fruits

HEAD OFFICE :

126, ALLENBY STREET, TEL-AVIV
P. O. B. 332, Tel. 4365

הדבקת שיפון בפטריה *CLAVICEPS*

מאת ד. אביזר

מחלת השיפון של *Claviceps* אינה מצויה בארץ, היא מצויה כנראה בארצות יותר צפוניות וקרות כמו שהוכיח ודימירסקי, נעשה, איפוא, נסיון להדביק שבלי שיפון שהתחילו לגדל בזמן האחרון. הדבקנו לשם כך את הפרחים של שיפון בפטריה שקיבלנו בתרבות טהורה שנעשתה במעבדה. ההדבקה הצליחה.

כמישה עץ הקיקיון

מאת ישראל ריכטר

תוארה מחלת כמישה של עצי קיקיון שניטעו באשדות יעקב, עמק הירדן, כמשוכה למטעי הבננים. עלי העצים נובלים ונושרים ואח"כ כל העצים עצמם קמלים. המחלה מתפשטת מצואר השרש ולמעלה. בתחילה נושרים השרשים עצמם בריאים, אח"כ גם הם משחירים ונרקבים. הגזע מכוסה בפסים של גבשושיות אדמדמות, הפורצים מתחת לקליפה חוצה.

בדיקת הצמחים הנגועים הראתה שבתוך הרקמה עובר תפטיר פטריה המיבש אותה. נעשו נסיונות בגידול הרקמה הנגועה ונתקבלה ממנה תרבות של הפטריה מגלת *Fusarium*.

חוץ מהפטריה מגלת נמצאה ג"כ הפטריה דיפלודיה. אבץ קשה לקבע את תפקידה בגרימת המחלה.

קשה להמליץ על אמצעי מלחמה מנוסים. יש רק להעיר על העובדה המעניינת שבין העצים נמצאו עצים בריאים שלא נוגעו והם עמדו בודדים. נדמה שיש לנו פה מקרה של עצים חסונים נגד המחלה. יעצנו לאסוף את הזרעים באופן מיוחד ולנסותם לנטוע כדי לקבוע אם החסיונות עוברת בירושה. אם יתאשר הדבר יהיה הרי זה אופן הטוב ביותר להתגבר על המחלה.

אלקסנדר צהלברוקנר

מאת י. ר.

נתקבלה הידיעה המעציבה על מות החוקר הידוע פרופ. צאהלברוקנר בוינה. הוא נחשב כאבי מדע החזיונות. במשך ששים שנה טפף במדע זה, שהיה במצב ירוד מאד שכתחיל את חקירותיו, והביאו לדרגת מדע מסועף. הוא הגדיר רבבות חזיונות מכף חלקי העולם. כל הדוגמאות האלה נשלחו אליו להגדרה. הוא חיבר את החלק של חזיונות במערכת המונוגרפיות של הסוגים והמשפחות שהוציא פרופ. אנגלר. עבודתו האחרונה העניקת היה ספרו הגדול בן 9 כרכים, המוכר את כל הסוגים והמינים שתוארו עד היום ומקורם הביבליוגרפי. היה אדם טוב לב שמעטים כמוהו בדור המלומדים הצעיר בגרמניה.

הגדרה מהירה של פגמי פירות ת"ז ע"י הקרנה אולטרה-סגולית

מאת ג. מינץ.

בחפוש אחרי אמצעי-עזר, אשר יקל על מברר ת"ז ויגדיל את כושר הסתכלותו בשעת העבודה, מצאנו את המנורה האולטרה-סגולית. באור המנורה הזאת נראים הפצעים, הפגמים הכלתי מגדלים וחלקי קליפה חולה של ת"ז שמוטי בצבעים צהובים בהירים. הפלואורסצנציה הבהירה הזאת נבדלת מהצבע הכהה, אשר מגדל הקליפה הבריאה של פרי ת"ז שמוטי באותה המנורה.

בעזרת המנורה האולטרה-סגולית אי-אפשר לגלות את רקבון העוקץ וגם לא את רקבון העובש, כשהמחלה עודנה בתחלתה. המקומות הקרובים מתבלטים הבלטה יתרה מאשר באור רגיל רק אז, כשהמחלה מופיעה על הפירות. אפשר להניח, שאת הפלואורסצנציה הבהירה, של פרי פצוע, פגום או חולה, נגרמת ע"י השמן האתרי, היוצא מתאי-השמן של קליפת פרי ת"ז שמוטי. יתכן איפוא, שבמנורת אולטרה-סגולית אפשר יהיה להשתמש למעשה כאמצעי-עזר בשעת ברוך ת"ז, בכדי לגלות את פצעי הפירות ופגמיהם אבל לא את מחלות הרקבון.

רקבון הלב בעץ התפוח

מאת י. פרלברגר.

נמצאה מחלת רקבון הלב בעצת עץ תפוח הנגרמת ע"י הפטריה *Diplodia*. הפטריה חודרת דרך פצעים שנתהוו בענפים לתוך הענפים עצמם ויורדת עד למקום הרכבה. הפטריה *Diplodia* הנמצאה בעצה הנגועה קרובה לפי צורתה יותר למין *Diplodia Natalensis*, מאשר לזני דיפלודיה אחרים. השנה נמצאו באזור החוף כ-80 עץ נגועים.

מחלת עץ ב-*CELTIS*

מאת מ. חורין

בסוף שנת 1939 הופיעה בגן הבוטני של מקוה ישראל מחלת כתמים על עלי ה-*Celtis* שנגרמה ע"י הפטריה *Gyrocera celtidis*, הכתמים נמצאים בעיקר מצדם התחתון של העלים בצורת מעטה ירק חום-כהה, מוקפי עגול מעט יותר בהיר — מצדם העליון של העלים נראים כתמים יבשים.

הפטריה יוצרת שרשרות ארוכות של נבגים חום כהים; השרשרות הן שבירות, בנגיעה קלה נשברות ומתפזרות כשמספר נבגים קשורים בצורת שברי שרשרת. הפטריה *Gyrocera celtidis* תוארה ע"י Lindau בשנת 1907, אבל יש הבדלים קטנים בין הפטריה שנמצאה אצלנו ובין הפטריה שתוארה על ידו מתוך תפוצתה של הפטריה יוצא שהיא נמצאת בעיקר במקומות חמים-רטיביים ואפשר איפת לסמן את התפשטותה כטרופית-אוצאנית.

מחקרים בפטריות היערות של א"י

II. מקור מחצבתן ותפוצתן של שתי ארניות

מאת ישראל ריכרט

נעשה נסיון לקבע את מקור מחצבתן ונדודיהן של שתי פטריות הנקראות ארניות, שנמצאו גדלות בא"י על ארץ ירושלמי (*Pinus halepensis*) ובארצות אחרות על ארץ הים (*Pinus pinaster*) ארץ הסלע (*Pinus pinea*) וארץ היערות (*Pinus sylvestris*).

נקבע שטח התפוצה של שתי הארניות המצויות בא"י ונמצא שאפשר לסמן את הארניה הגוצה *Rostkovites Boudieri* כקומפוננט כל-ים-תיכוני ואת ארנית השרשים (*Rostkovites Bellini*) כקומפוננט מזרח-ים-תיכוני.

נעשתה גם כן בדיקה של תפוצת הארניים, המשמשים כשותפים לפטריות ביצירת הפטרשרש (מיקוריזה) ונמצא שארץ ירושלים, הנחשב בעיני רבים כהינדון הק עם ארץ תורכיה (*Pinus brutia*) היא קומפוננט כל-ים-תיכוני בשעה שארץ תורכיה הוא מזרח-ים-תיכוני. ארץ הים יכול להחשב בקומפוננט מקרונסי-מערבי ים-תיכוני, ארץ הסלע כקומפוננט מקרונסי-צפון-ים-תיכוני, וארץ היערות כקומפוננט אירו-סיבירי.

הבדיקה האקולוגית של אותם מיני הארץ הראתה שאפשר לסמן את ארץ היערות כטיפוס קרייבשתי, את ארץ הסלע וארץ הים כטיפוסים חמים-ימיים, ארץ ירושלים כטיפוס חם-יבש ואת ארץ תורכיה כטיפוס ימי.

שתי הפטריות הגדרו מבחינה אקולוגית כדלקמן: הארניה הגוצה כטיפוס ימי וארנית השרשים כטיפוס חם-יבש.

יש, איפוא, להחליט שמבחינת התפוצה ההיסטורית של ההווה וגם מבחינה אקולוגית היו ארץ תורכיה, ארץ הים, ארץ הסלע וארץ היערות תמיד קשורים בבתי גידול רטובים בשעה שארץ ירושלים גדל במקומות יבשים. כיתר דיוק אפשר לסמן את ארץ תורכיה כאלמנט (יסוד) ונודד קולכי ושלישוני-מוקדם, ארץ הים כיסוד ונודד טיריני ומיאוצני, ארץ הסלע כיסוד ונודד איברו-פליאוצני, את ארץ ירושלים האוהב יובש, שהתפתח מארץ תורכיה בדרום אנטוליה וצפון סוריה בתקופה הפליאוצן, אפשר לסמן כיסוד ונודד דרום-אנטוליה-צפון-סורי, ופליאוצני, ארץ היערות כלפי זה נחשב כיסוד צפון-אנגרי ופליאוצני ונודד צפון-אנגרי וקרחי. על יסוד הבדיקה הנ"ל אפשר גם להחליט שמין הארץ הראשון שאתו נכנסה הארניה הגוצה (*R. Boudieri*) בשותפות סומביוטית היא ארץ הים ומשום כך אפשר לסמן את הפטריה כיסוד (אלמנט) ונודדת טירנית ומיאוצנית. את ארנית השרשים האוהבת יובש שהיא מחוברת מתמיד עם ארץ ירושלים אפשר לסמן כיסוד ונודדת דרום-אנטוליה-צפון-סורית.

מחקרים בפטריות היערות של א"י

1. ארנית בודירי וארנית בליני

מאת ישראל ריכרט

ניתן תיאור קצר של שרידי היערות בארץ ושל היערות שנוטעו בזמן החדש, והודגש הצורך של חקירת הפטריות הגדלות בהם.

תוארו טיפוסים שונים של ארניות שנאספו עד עכשו ביערות א"י ושנים מהם נחקרים בעבודה זו באופן מפורט.

הוחלט שהשם המדעי הנכון של הארניות הריריות עם טבעת הוא *Boletus* ושל אלה בלי טבעת הוא *Rostkovites*. את השם האחרון יצר בשעתו החוקר הפיני קרסטן. השם *Ixoconomus* של החוקר הצרפתי *Quélet* צריך להתבטל כי הוא נוצר אחרי כן.

הוכח ששני הטיפוסים הנחקרים בעבודה זו, והם הארניה הגוצה *Rostkovites Boudieri* וארנית השרשים *Rostkovites Bellini* הם שני מינים הנבדלים אחד מהשני במבנה הבסיס שלהם, אופן אחוי השפופרות אל הרגל, צבע הכובע, היחס בין גודל הכובע והרגל, צורת השפה של הכובע וגודל החורים ומבנם. הוכח שחוף מזה הציטיטיות של שני המינים נבדלות הבדל מובהק ברחבם.

על סוג הארניה *XEROCOMUS* *Quélet*

מאת ישראל ריכרט

הראינו על אי ההתאמה השוררת בין חוקרי הפטריות בשעה שהם באים לתאר את סגולותיו של הסוג *Xerocomus* שנוצר ע"י החוקר הצרפתי קלה. חקירות המקורות הראתה שתאור הסוג הנ"ל מכיל בקרבו שני טפוסים: אחד הוא *Boletus impositus* שיש לו חורים עגולים ומחיצת דפים בילטרלית, והשני *B. subtomentosus* עם חורים בעלי זוויות ומחיצת דפים פשוטה.

שני הטיפוסים האלה בהיותם נבדלים כ"כ אחד מהשני הוגדרו על ידינו כשני סוגים שונים. בסוג הישן *Xerocomus* השארנו את המין *X. impositus* ואת המין *Boletus subtomentosus* הכנסנו בסוג חדש בשם *Xerocomopsis*. נתנה השוואה מפורטת של שני הסוגים האלה וגם של הסוגים האחרים הקרובים להם.

נעשתה השואה סיסטמטית בין הסוג *Colus* ושני הסוגים *Clathrus* ו-*Clathrella* הקרובים לו, שהביאה לידי הגבלה מורפולוגית מדויקת של כל שלשת הסוגים. נתגלה אגב זה ששלשה מינים, שיחסם עד עכשיו לשני הסוגים האחרים, יש לצרף לסוג *Colus*

מקורם של כל שלשת המינים שיקראו מעכשו והלאה *Colus Treubii*, *C. pusilus*, *C. Stahelii* הוא בארצות הטרופיות: אוסטרליה, איי יוה, סומטרה וסורינם בגואינה אשר באמריקה הדרומית.

אגב נתוח בקרתי של המטודות המקובלות במדע הפיתוגיאוגרפי, הוצע שיש להבדיל ארבע בחינות שונות בשאלה זו, והן: גיאוגרפית, אקולוגית, גנטית ומיגרטרית, ויש משום כך צורך לקבוע מונח מיוחד לכל בחינה ובחינה. קבוצת צמחים שהיא דומה מבחינה גאוגרפית (תפוצה כללית), יש לקרא בשם קומפוננט, מבחינה אקולוגית (תנאי הסביבה) בשם טיפוס, מבחינה גנטית (התפתחות) בשם אלמנט (יסוד) ומבחינה מיגרטרית (נדידה) בשם מיגרנט.

עמדתה הפיתוגיאוגרפית של *Colus* נדונה מארבע בחינות אלה: כל המינים של ה-*Colus* יכולים להחשב כקומפוננט טרופי, והיות שהם כולם אוהבי רטיבות, ביחוד המין *hirudinosus* שהצליח להסתגל לתנאי האקלים חצי היבש של א"י אפשר לצינם כטפוס אוציאני.

מבחינה גנטית הוחלט שמרכז הצורה של הסוג היה מונח ביבשה הקדומה שנקרא הגונדונים המזרחית וחץ מזה נקבע שהסוג התקיים כבר בודאי בתקופה הקדומה הנקראת התקופה הטריאסית, אפשר, איפוא, לקרא לסוג זה בשם: אלמנט-גונדוני-מזרחי במובן המקום, ואלמנט טריאסי במובן הזמן.

בנוגע לדרכים השונות שהפטריה עברה בנדידה השונים הוחלט שהיא נדדה שלש נדידות שונות וכי לגבי הנדידה הראשונה מערבה של *Colus hirudinosus* אפשר לקרוא בשם המגרנט הטריאסי והגונדוני-מזרחי. בנוגע לנדידה השנייה לא"י אפשר לקרוא בשם המגרנט הסודני מצד המקום והאוליגוצני במובן הזמן. בנוגע לנדידה השלישית לדרום מערבה של אירופה אפשר לקרא למין: מיגרנט מרוקני אלגרי מצד המקום ומיגרנט מיאצני מצד הזמן.

למסקנות שנתקבלו ממחקר זה בנוגע לחדירת *C. hirudinosus* לא"י יכולות להיות חשיבות בקשר עם השאלה השנויה במחלוקת של תקופת חדירת הצמחים והחיות הסנדנדקניות לא"י. נראה שחדירה זו התקיימה בתקופת האוליגוצן או במיאוצן התחתון, כי המדבריות שנוצרו אחרי תקופה זו היו בודאי מעכבות כל נדידה של צמחים סובטרופיים.

מין חדש של החזזית *DIPLOSCHISTES* מערבות המזרח וערכו הפיתוגאוגרפי

(עם טבלאות X—XI וארבע ציורים).

מאת ישראל ריכרט.

נתגלה מין חדש של *Diploschistes* בערבות המזרח. אגב התאמצות להגדיר את המין הזה היה צורך בחקירת המין המקורי *Diploschistes albissimus* (או כמו שנקרא ראשונה ע"י החוקר אכריס *Urceolaria gypsacea* ושמותיו הנרדפים השונים והגבלתו המדויקת.

באוסף העשביה הבוטנית בברלין נתגלה חבר למין המקורי הראשון *Urceolaria gypsacea* שתואר ע"י אכריס. בדיקת הדוגמא הזו גילתה שהתאור המקובל של המין הזה אינו נכון כלל וכלל, היה משום כך צורך לתאר מחדש את תכונותיו המורפולוגיות והחיים. הסימן המובהק ביותר של המין הוא מציאותם של קליפה דקה, אפודיקים מכוסים קליפה עבה המכילה תאי אצות הנקראים גונידיות, והמכסה את הקליפה הפנימית. חוץ מזה יש למין זה נבגים מחודדים דמויי פלך וגם תגובה חיובית לגבי תמיסת KOH, יוד ותמיסת כלור של CaCl_2O_2 .

המין החדש של חזזית נקרא על ידינו בשם *Diploschistes steppicus*. היא תוארה במפורט והוכח שהיא נבדלת מהמין ד. אלביניסמוס הקדום באפודיקים שלה המכוסים קליפת יצע מחוסרי גונידיות לכל הפחות בחלקה העליון, אח"כ בנבגים מעוגלי הקצוות ולבסוף בתגובתה השלילית לגבי יוד. נוסף על המין העקרי תוארו עוד שני זנים הנבדלים מהמין העקרי הבדל מורפולוגי ידוע.

פרק מיוחד הוקדש לברור תפוצת המין החדש. המין נתגלה חוץ מבא"י גם בעבר-הירדן, סוריה, עירק, פרס וטרנסקוקזיה המזרחית. הראינו שהמין קשור קשר קדום עד מאד עם צומח הערבה או החבל האירנו-תורני. המין הזה הוא, איפוא, אופיני לגבי הצומח הזה ויכול גם לשמש מורה דרך לתנאי ערבה.

הפטריה *COLUS* ועמדתו הסיסטמטית והפיתוגאוגרפית

מאת ישראל ריכרט

נמצאה בא"י הפטריה הנ"ל שעד עכשיו היתה ידועה רק מאוסטרליה וממערב ים התיכון. ניתן תאור של פטריה ושל בית גידולה.

עיון בספרות מראה שהתוצאות השליליות של הנסיונות מתאימות לאמזונות היערנים ביתר ארצות התבל ובעיקר בארצות ים-התיכון, שבהן תנאי היעור באלונים קשים ביותר, לכן יש לשמר בכל האמצעים על האלונים הקיימים בהרי-הארץ שהם מהווים קנין לאומי יקר-ערך.

תרומה להכרת הצומח המדברי דרומית ודרומית-מערבית לים-המלח

מאת ה. ר. אופנהיימר

בשפלת ה"סבחה" המלוחה דרומית לים המלח נמצא צומח שהוא מרכב ממינים הסובלים אחוז גבה של מלחים כגון בן-מלח המכיל *Arthrocnemum glaucum* לחברות הצמחים שם יש דמיון רב עם אלו של מקומות דומים בצפון-אפריקה. בואדי פיקרא נאספו 40 מיני צמחים השיכים ברובם לאלמנט הסהררי סינדי ובמקצתם לאלמנט הסודנו-דקני. כמעט כל הצמחים האלה ידועים מסיני וממצרים.

נזק מוליבדן לעגבניות

מאת ד. ל. אלוה

בנסיונות של השפעת מוליבדן על עגבניות נתגלו הופעות הרעלה אם הוסיפו 10 מ"ג מוליבדט של אמון ולמעלה לקילוגרם אדמת חול (או 13.5 מ"ג Mo לצמח אחד נטוע נטוע 21/2 ק"ג חול). הופעות ההרעלה העקריות היו הפרעה בגדול. טרפי העלעלים עשו קטנים.

יערות ושרידי-יערות של האלה האטליטית בא"י ובסוריה

מאת מ. זהרי

את המין הצפון אפריקאי זה אין הבוטנאי פוסט מזכיר כלל. הוא נמצא בחצי-אי סיני והוא נפוץ למדי בא"י ובסוריה. האלה האטלנטית נתגלתה בעיקר בתנאים אקלימיים ערביים, איזור התפשטותה העיקרי הוא בא"י במורדי ההרים הסמוכים לבקעת הירדן, העץ מהווה כעין יערות טבעיים פתוחים בחלק המערבי והצפוני של המדבר הסורי, יותר צפונית ומזרחית מן המדבר הזה נמצאות צורות מעבר לאלה הפגומה *P. mutica*.

לעתים רחוקות אנו פוגשים בנטיבה טבעית של בלוטים ביערות הארץ. נביטה זו נדירה אצל אלון התבור *Quercus ithaburensis* Decsne. ולא נזכרה כלל בספרות באלון המצוי *Quercus calliprinos* Webb. נביטה טבעית של המין האחרון קיימת רק במקומות מוגנים ומוצללים בשכבת-קרקע — יער אורגני ותחת ענפי-האם.

על ידי נסיונות זריעה במשך העונה החרפית מוכיחים שכשרון הנביטה של הבלוטים נעלם עם התחלת עונת החמסנים בחדשים מרץ ואפריל.

כידוע התפתחות עצי אלון בשנים הראשונות לחייהם אטית מאד. שתילים בעציצים הגיעו במשתלה לגובה שבין 6 ל-35 ס"מ, לפי המקום, טיב הקרקע והטיפול. גם בזריעה על המקום, התפתחות השתילים אטית עד מאד.

אין יתרון חשוב בגדול השתילים בעציצים גדולים לגבי קטנים בהכנת חמר לצרכי היעור (ראה טבלאה II).

התבדו התקוות שתלו מקודם בגדום השורש השפודי בשבועות הראשונים אחרי הנביטה על מנת ליצר מערכת שרשים מסועפת, שתילים כאלה הנראים יפים מאד, כשהם בני שנה או שנתיים, מתים על פי הרוב בקיץ הראשון במקומות היעור, ואף אינם מחזיקים מעמד כשמטפלים בהם במשתלה אחרי העתקתם.

מצאנו ששתילים נטועים עם גוש אדמה שלא התפורר ועם שורש שפודי ארוך נתנו בערך תוצאות יותר טובות מאשר שתילים גלויי-שורש או בעלי שורש שפודי קצר, — העתקת נביטים צעירים מצליחה רק כל עוד מוגה-האיר הוא חורפי.

אחרי כשלון נסיונות יעור בקרית-ענבים ובזכרון-יעקב בשתילים בני שנה או שנתיים שהוכנו באופנים שונים במשתלה, הצליחה יפה בהתחלה, זריעת האלון המצוי במקום ע"י זכרון-יעקב, אבל התפתחות העצים היתה אטית מאד. גם כשנטעים שתילי אלון התבור בעצי מערכת שורשים מסועפת, ביער, התפתחותם אטית מאד ומוטב, איפא לזרעם ישר במקום.

בלוטי אלון השעם *Quercus Suber* L. נזרעו בשנים האחרונות במקומות אחדים בארץ, ואף נטעו שתילים. גם נעשו נסיונות כאלה ב- *Quercus Ilex*, יש לקוות ששני המינים הנ"ל יתאקלמו באיזור הצפוני-מערבי של הארץ.

נמצא ע"י בדיקה אנטומית של השרשים שרקמות הקליפה אינן הופכות לשעם בדרגת התפתחות מוקדמת. ובכן הנחתו של Rossi שיצירה מופרזת של שעם אחראית בעד הכשרון הבלתי מספיק של שרשי-האלונים להסתעף, איננה מתאמת באלון המצוי.

שרשי עצי הדר: מבנם האנטומי, ערכם האוסמוטי ותקופתיות גדולם מאת קרל קוסמן

המאמר סוקר את האנטומיה, את הערכים האוסמוטיים ואת תקופתיות גידולם של שרשי תשעה מיני עצי הדר. במבנה האנטומי של השורש נמצאו סמנים, היכולים לעזור להגדרת הזן או המין, דבר החשוב במיוחד לגבי עצים מורכבים שאין כנתם ידועה. בין סמנים אלה יש להזכיר את מידת השעמת האנדודרמיס, את צורתם והרכבם של צרורות הצנורות ואת אופן העצוי של הליבה. נימים נמצאו בכל השורשים הצעירים. אורך הנימים לא עולה בדרך כלל על $1/10$ מ"מ.

בנסיונות ראשוניים יכולנו להראות, שהערך האוסמוטי של השרשים נשתנה בפרופורציה הפוכה לרטיבות הקרקע. נראה גם, שקיים קשר אמיץ בין הערך האוסמוטי וזמן השעמת האנדודרמיס מצד אחד, והתאמתם של זני הדר לקרקע קלה מצד שני. זנים כגון החושש, האשכולית והפומלו, אשר יש לשרשיהם ערך אוסמוטי נמוך, מראים גם השעמה מוקדמת ואינם מתאימים לאדמות קלות מאד. את ההיפך אנו מוצאים בלימון המתוק, האתרוג והאחרים. הערך האוסמוטי הנמוך וההשעמה המוקדמת מקשים על הצמח את יניקת המים, אך ההשעמה המוקדמת מונעת כנראה גם יניקת מים על חשבוננו ע"י אדמה מתיבשת.

במשך עונת החורף 1938/39 היה גדול השורשים מתמיד ותנודות רק נמצאו בעצמתו. נראה שבעונת הגשמים חום הקרקע הוא הגורם המכריע את עצמת הגדול. בקיץ יש לשער שרטיבות הקרקע מהווה את הגורם העיקרי.

על בעית היעור באלונים בא"י מאת ה. ר. אופנהימר

למרות העובדה שמיני האלונים תופסים מקום חשוב מאד בהרכב היערות ושרידיהם של ארצנו, אנו נפגשים ביסוד המלאכותי של יערות אלה בקשיים עצומים. קשיים אלה מתבארים על ידי המסיבות דלקמן: (א) תקופת היובש הממושכת של חדשי הקיץ; (ב) חוסר שכבת-קרקע עמוקה די צרכה בהרים; (ג) אבוד מהיר של כשרון הנביטה ע"י הבלוטים; (ד) כשרון לקוי של השתילים להצמחת שרשים אחרי העתקה ממקום זריעתם.

מדידת רוחב פתיחתן הטבעית של הפיוניות

(בקרת שיטת הפיקסציה בכהל לפי LLOYD)

מאת מינה נאדל

מזמן ידוע שהכרת רוחב הפתיחה של הפיוניות חשובה מאד לפתרון ממה בעיות פיסיוולוגיות. קימות שיטות שונות לתכלית זו, וקורה ששיטה המתקבלת ע"י אי-אלו חוקרים נפסלת ע"י אחרים.

מטרת המחקר הנוכחי היתה לבדק את כושר אחת השיטות המקובלות ביותר: הלא היא שיטת הפיקסציה של האפידרמיס בכהל לפי LLOYD.

את תוצאות המדידות לפי שיטה זו השוותה המחברת עם התוצאות שהושגו ע"י שיטות אחרות: (א) הסתכלות ישירה בחתכים טנגנציאליים מהעלה החי; (ב) הסתכלות ישירה בעלים שלמים המוארים מ"מעצה בעזרת האילומינטור "אופק"; (ג) הסתכלות בעזרת אובייקטיב-אימריסיה טבול בשמן פראפין. במקרים ידועים השתמשו נוסף לאלו בשיטת האינפילטרציה של העלה החי ע"י נוזלים חודרים לתוכו לפי STEIN ו-MOLISCH וגם במודיפיקציה של שיטה זו בנוזלים אחרים שבהם. השתמשה SCHORN בהצלחה.

נעשו מדידות לפי השיטה של LLOYD ב-19 מיני צמחים. המדידות האלה הביאו לידי חלוקת העלים לפי יציבות החבור שבין האפידרמיס והרקמה הפנימית של העלים (מוזפיל) כדלקמן:

(א) עצים בעלי אפידרמיס המחובר עם המזופיל קשר אמיץ; (ב) עלים בעלי אפידרמיס המחובר עם המזופיל חבור יציב פחות ונפרד ממנו בקושי; (ג) עלים בעלי אפידרמיס הנפרד מעל המזופיל בקלות. נמצא שבשיטת לויד אפשר להשתמש בהצלחה רק לגבי הקבוצה האחרונה. בצמחים של קבוצה זו נמדד רוחב הפיוניות בחתכים שטחיים טנגנציאליים או עם מזופיל או בלעדיו. נמצא שבחתיכות של אפידרמיס בלי מזופיל לא חל שנוי נכר בכהל בהשוואה עם המצב הטבעי. לעומת זה בחתכים של העלה עם מזופיל מוצאים דרגת פתיחה יותר קטנה מאשר בחיים. נמצא שאת הכהל אפשר להחליף בהצלחה ביאוקסן או באצטון.

נחקרו תנועות פיוניות שאחרי המות שהוזנחו ע"י החוקרים. הן מתהוות תחת השפעתם של נוזלים ידועים. בעית התהוותן חייבה בדיקה מדוקדקת של המבנה האנטומי וההיסטוכימי של דפנות תאי-הסגירה. נקבעו מקומות מציאותם של הקוטין והתאית. לשם כך השתמשו בשיטות כדלהלן: (א) הסתכלות באור מוקטב; (ב) הסתכלות באור הפלורסצנטיה; (ג) ריאקציות היסטוכימיות בסודן III ובכלור" צינק-יוד. כל השיטות הנ"ל הביאו לידי תוצאות דומות בנוגע למבנה ההיסטוכימי של דפנות התאים.

עתון לבוטניקה

אייר ת"ש

סדרת רחבות

כרך ג' חוב' א'—ב'

אהרן אהרנסון ז"ל

(למלאת עשרים שנה למותו)

עברו עשרים שנה מהיום המר והנמהר בחודש מאי 1919 שאהרן אהרנסון בן ה-42 נספה באסון שקרה לאוירון שבו הוא חצה את תעלת למנש.

אהרנסון בא לארץ בהיותו בן 4 שנים וגדל בזכרון יעקב. את חנוכו החקלאי והמדעי הוא קבל בצרפת. את ידיעתו העמוקה של א"י והארצות השכנות — שא היתה דוגמתה — הוא רכש לו בעזרת מרצו הכביר וכח עקשנותו שעמדו לו לעבר את הארץ לארכה ולרחבה אגב רכיבה על סוס כחוקר צמחים, מעדני הארץ וחקלאי. אגב זרזו מצדם של חוקרי הצמחים שויןפורט ואשרון, גילה אהרנסון בקיץ 1906, את בית גידולה של החיטה הפראית *Triticum dicoccoides*. בגליל העליון והר חרמון, התגלית הזו עוררה ענין רב בכל חוגי עולם המדע.

לא רבות היו התרומות להכרת הצומח של א"י שהמנוח פרסם בעתון החברה הבוטנית בצרפת. הקפו השלום של מפעלו הבוטני של אהרנסון נתגלה רק בימינו, כשעבודה גדולה הכוללת את „צומח עבר הירדן“ שנתחברה על יסוד אספו הבוטני של המנוח, נתפרסמה בשנת 1931 בלזית יומניו המענינים, בעתון החברה הבוטנית של ג'נבה, ועבודה שניה על „צמח א"י ממערב הירדן“ עומדת לצאת בעקבות הראשונה עוד פעם בלזית יומניו.

יומניו של אהרנסון מלאי ענין חקלאי וגאולוגי. הם מראים ברורות בפעם הראשונה באיזו מדה רבה היתה המפה הגאולוגית הקלסית של א"י שנתחברה ע"י בלוקנהורן מיוסדת על חקירותיו של אהרנסון. רשימותיו על הגאולוגיה של הר גלבוע, של הגליל העליון ודרום הלבנון, המתפרסמים פה בפעם הראשונה, מכילות עדות ברורה ראשונה של מציאות שכבות השקע של תקופת ה-Eocene בא"י.

מותו בלי עת הביא קץ מהיר לעבודתו הפוריה כמנהל תחנת הנסיון החקלאית הראשונה בא"י שהתקיימה בעת"ט.

אישיותו של אהרנסון העשירה ורבת הצדדים היא מקור של חשיבות גדולה לעמנו ולארצנו.

ברך שלישי זה

מוקדש לזכרו של

אהרן אהרנסון

חלוץ הבוטניקה

והחקלאות המודרנית

בארץ ישראל

למלאת 20 שנה למותו

Glaxo Laboratories Ltd.
Greenford Middlesex, England

Glaxolac

BUTTERMILK GLAXO

Fresh buttermilk prepared in dry form.

Treatment of Spirochaetosis of Poultry
by

Stovarsol 0,25

The fowls are given 1-2 tablets daily
on 3 successive days.

Stovarsol tablets are sold in each pharmacy
in packages of 30, 100 or 1000 tablets.

SAMPLES and LITERATURE :

CHEMO ORIENT Ltd.

TEL-AVIV

P.O.B. 967

Citrus House

Telephone 2372

J. GREEN & Co. (PALESTINE) Ltd.

(Formerly GRUN BROS)

PATENT MEDICINES
PHARM. CHEMICALS
SURGIC. DRESSINGS
AND INSTRUMENTS
LABORATORY AND
HOSPITAL SUPPLIES
PHOTO ARTICLES
MICROSCOPES
INDUSTRIAL CHEMICALS
FUNGICIDES
and
INSECTICIDES
FERTILIZERS
CONCENTRATED
POULTRY FOOD
CATTLE & SHEEP DIPS
GENERAL COMMISSION

HEAD OFFICE FOR PALESTINE:

TEL-AVIV, Citrus House, Petah-Tiqvah Rd. 67, P.O.B. 10 — Telephone 4492/3

HAIFA Branch: Herzl St., P.O.B. 65 — Tel. 610

JERUSALEM Branch: Bezalel St., P.O.B. 378 — Tel. 2782

Head Office for Egypt: CAIRO, P.O.B. 600 — Tel. 59948/3

ALEXANDRIA Branch: P. O. B. 1867 — Tel. 6065/2

עתון לבוטניקה

מופיע בשתי סדרות

א. סדרת רחבות:

יוצאת לאור ע"י ה. ר. אופנהימר וי. ריכרט של התחנה לחקר החקלאות, רחבות, איי. בכל שנה מופיעות 2 חוברות וכל חוברת נושאת עליה את תאריך הופעתה. כל כרך שנתי מכיל מ-200 עד 250 עמודים.

ב. סדרת ירושלים:

יוצאת לאור ע"י חבר העובדים של המחלקה לבוטניקה באוניברסיטה העברית ירושלים. בכל שנה מופיעות 4 חוברות וכל חוברת נושאת עליה את תאריך הופעתה. כל כרך שנתי מכיל מ-300 עד 400 עמודים.

*

את דמי החתימה יש לשלם למפרע ע"י שק או המחאת דואר לפי הכתובת: המנהלה של העתון לבוטניקה, ת. ד. 620, ירושלים, או המנהלה של העתון לבוטניקה, ת. ד. 15, רחבות. מחיר החתימה הוא:

1,250 לא"י לשנה, בעד שתי הסדרות

0,600 לא"י לשנה, בעד סדרת רחבות בלבד

0,900 לא"י לשנה, בעד סדרת ירושלים בלבד

בסכום זה נכללים גם דמי המשלוח.

(מחיר חוברת בודדת 0,300 לא"י ושל כפולה 0,600 לא"י)

*

במכתבים הנוגעים לענייני המערכת של סדרת רחבות יש לפנות ל-"עתון לבוטניקה", ת. ד. 15, רחבות - ולענייני המערכת של סדרת ירושלים ל-"עתון לבוטניקה", ת. ד. 620, ירושלים.

*

במכתבים עסקיים, בכלל זה הודעה על שנוי כתובת, מודעות וכו', יש לפנות למנהל העתון לבוטניקה ת. ד. 620, ירושלים או בעניינים הנוגעים לסדרת רחבות בלבד, לרחבות, ת. ד. 15.

סדרת רחבות כרך ג' חוב' א'-ב'

איור ת"ש

ע ת ו ז ל ב ו ט נ י ק ה

סדרת רחבות

(לפנים רשימות לבוטניקה ומדעי גננות)

יוצא לאור על ידי

ה. ר. אופנהיימר וי. ריכרט
התחנה לחקר החקלאות, רחבות

כ ר ר ז ר
מקדש לזכרו של

אחרץ אחרנסון

חלוץ הבוטניקה
והחקלאות המודרנית
בארץ ישראל

למלאת 20 שנה למותו

רחבות